Morphologisch-taxonomische Monographie der Gecarcinidae. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der Brachyura (Crustacea: Decapoda)

Mit 106 Abbildungen im Anhang

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung des Doktorgrades

der Naturwissenschaften

vorgelegt beim Fachbereich Biologie

der Johann Wolfgang Goethe-Universität

zu Frankfurt am Main

von

Michael Ohannes TÜRKAY

aus Frankfurt am Main

Frankfurt am Main, 1983

Mit Genehmigung des Fachbereichs zum Druck gekürzt. Ein Exemplar der ungekürzten Arbeit liegt der Senckenbergischen Bibliothek der Universität vor.

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Morphologisch-taxonomische Monographie der Gecarcinidae. Ein Beitrag zur vergleichenden Morphologie der Brachyura (Crustacea: Decapoda)

Mit 106 Abbildungen im Anhang

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung des Doktorgrades

der Naturwissenschaften

vorgelegt beim Fachbereich Biologie

der Johann Wolfgang Goethe-Universität

zu Frankfurt am Main

von

Michael Ohannes TÜRKAY

aus Frankfurt am Main

Frankfurt am Main, 1983

Mit Genehmigung des Fachbereichs zum Druck gekürzt. Ein Exemplar der ungekürzten Arbeit liegt der Senckenbergischen Bibliothek der Universität vor.

Dekan: Prof. Dr. Th. GIES

Erster Berichterstatter: Prof. Dr. K. FIEDLER

Zweiter Berichterstatter: Prof. Dr. Ch. WINTER

Tag der Promotion: 27. Juni 1983

I n h a l t.

1. Einleitung.....1.

2. Danksagung.....10.

3. Klassifikation und Merkmale.....13.

4. Merkmalsanalytischer Teil.....21.
   4.1. Der Carapax.....21.
   4.2. Die Augenhöhlen.....27.
   4.3. Die Mundwerkzeuge.....31.
      4.3.1. Einführung.....31.
      4.3.2. Die Mandibeln.....37.
      4.3.3. Die ersten Maxillen.....38.
      4.3.4. Die zweiten Maxillen .....40.
      4.3.5. Die ersten Maxillipeden.....41.
      4.3.6. Die zweiten Maxillipeden.....43.
      4.3.7. Die dritten Maxillipeden.....45.
      4.3.8. Systematischer Wert der Mundwerkzeuge.....52.
   4.4. Die Pereiopoden.....54.
   4.5. Das Stammskelett des Kopfes.....59.
   4.6. Das Sternum und das Endophragmalsystem des Thorax..62.
      4.6.1. Einführende Übersicht.....62.
      4.6.2. Die am Endophragmalsystem inserierende Thorakalmuskulatur der Brachyuren.....66.
      4.6.3. Diversität der Ausbildung der Sternalplatte, des Endophragmalsystems und der zugehörigen Beinmuskulatur bei den Brachyuren.....68.
      4.6.4. Merkmale der Thoraxkonstruktion und deren Valenz.....71.
      4.6.5. Das Endophragmalsystem und die Sternalplatte der Gecarcinidae.....72.
   4.7. Die Lage der männlichen Geschlechtsöffnung.....76.
   4.8. Die Gonopoden der Männchen.....80.
   4.9. Die weiblichen Geschlechtsöffnungen.....86.

5. Konsequenzen aus der Merkmalsanalyse für das System der Gecarcinidae.....91.

6. Ergebnisse.....96.

7. Schriften.....104.

Anhang: Abbildung 1 - 106.

1. E i n l e i t u n g.

(Abb. 1-6).

Landkrabben sind auffällige Erscheinungen tropischer Küsten, so daß gerade die großen Arten schon früh wahrgenommen, beschrieben und abgebildet wurden, zumal sie auch als kommerziell wichtige Formen auf den lokalen Märkten der Tropen gehandelt wurden und werden. Die erste Beschreibung und Abbildung einer großen Landkrabbe stammt von MARCGRAV (1648: 185). Unter dem Namen „Guanhumi Brasiliensibus" gibt er eine recht gute Beschreibung aber schlechte Abbildung (Abb. 1) von *Cardisoma guanhumi*. Auch in diesem Werk wird *Ucides cordatus* unter dem Namen „Uca Una Brasiliensibus" beschrieben und abgebildet (Abb. 2). Die von ihm vergebenen Namen lehnen sich an die in Brasilien bis heute noch gebräuchlichen Indianernamen „Guaiamu" und „Uça" an (CASTRO 1962: 40). Die Abbildungen von MARCGRAV sind in nachfolgende kompilatorische Werke (z.B SACHS VON LEWENHEIMB 1665) übernommen worden, während PISO (1658) nur MARCGRAV reproduziert hat (s. GUDGER 1914). KEYE (1659) und ROCHEFORT (1665) haben als nächste Autoren des XVII. Jahrhunderts eine recht ausführliche Beschreibung der Biologie der großen Landkrabben gegeben. KEYE (1659: 73, identisch in 1667: 73) beschreibt unter dem Namen „Lant-Krabben" den Biotop von *Ucides cordatus* in Surinam, während ROCHEFORT (1681: 253-258) drei Arten von Landkrabben unterscheidet: „Tourlourou", „Crabes blanches" und „Crabes peintes". Von diesen lassen sich alleine die „Crabes blanches" zweifelsfrei als *Cardisoma guanhumi* identifizieren. Die „Tourlourou" stellen sehr wahrscheinlich *Gecarcinus lateralis* dar, während die „Crabes peintes" beide *Gecarcinus*-Arten sowie auch einige terrestrische Grapsiden einschließen könnten. Der Autor gibt recht ausführliche Beschreibungen der Biologie und der Laichwanderungen.

INST. LIMNOL. PLÖN

Im folgenden XVIII. Jahrhundert haben eine ganze Reihe von Autoren große Landkrabben aus eigener Anschauung beschrieben. Die erste asiatische Landkrabbe beschreibt RUMPHIUS (1705: 12) unter dem Namen „Cancer Caninus, eerste soort". Es handelt sich hierbei um eine *Cardisoma*-Art, die nicht näher identifizierbar ist, zumal auch keine Abbildung gegeben wird (HOLTHUIS 1959a: 117). Nach dem von RUMPHIUS angegebenen Biotop ist es wahrscheinlich, daß es sich um *C. carnifex* handelt. Recht ausführlich sind die biologischen Daten, die LABAT (1724) auf den französischen Antillen zusammengetragen hat. Er unterscheidet „tourlourou", „crabes violets" und „crabes blancs", die *Gecarcinus lateralis*, *Gecarcinus ruricola* und *Cardisoma guanhumi* entsprechen.

In der folgenden Zeit wurden zunächst von verschiedenen Autoren nur karibische Landkrabben behandelt, wobei zwei neue Abbildungen gegeben wurden. SLOANE (1725: 269, Taf. 2) bildet unter „Cancer terrestris, cuniculos sub terra agens" *Gecarcinus ruricola* ab (Abb. 3), während die von CATESBY (1734: 32, Taf. 32) unter dem SLOANEschen Namen gegebene Farbabbildung (Abb. 4) mehrdeutig ist und sowohl *Gecarcinus lateralis* als auch *G. ruricola* darstellen kann. Zwei weitere Autoren dieses Zeitraumes sind FEUILLEE (1725) und BROWNE (1756), deren Beschreibungen mehrdeutig sind (Diskussion dieser Beschreibungen s. unter *Gecarcinus ruricola*). LINNAEUS (1758: 626) kannte nur eine Landkrabbe, die er *Cancer ruricola* nannte, indem er sich ausdrücklich auf die vier zuletzt genannten Autoren bezieht. LINNAEUS unterscheidet innerhalb der Gattung *Cancer* verschiedene Gruppen nach der Bewehrung des Carapax. *Cancer ruricola* stellt er zur Gruppe: „a. Brachyuri Thorace laevi lateribus integerrimo". Besonders hervorzuheben ist für diese Zeit das monumentale Werk von SEBA, das in den Jahren 1734-1765 erschien und dessen dritter Band, der die Crustaceen enthält, erst posthum im Jahre 1759 publiziert wurde (SEBA starb 1736.- s. HOLTHUIS 1969). Entsprechend dieser Tatsache ist

SEBAs Werk praelinnaeisch, was insbesondere durch die nicht binäre Nomenklatur deutlich wird. Er bildet im erwähnten dritten Band seines Werkes zwei große Landkrabben auf Taf. 20 ab und beschreibt sie unter den Namen: „Cancer sulcatus, terrestris, sive montanus, Americanus" (Taf. 20 Fig. 5. - s. Abb. 5) aus Curaçao entspricht *Gecarcinus ruricola* und „Cancer Pagurus, hirsutus, Americanus, pronus" (Taf. 20 Fig. 4. - s. Abb. 6) entspricht *Ucides cordatus* . LINNAEUS hat in späteren Auflagen seiner Systema Naturae beide Abbildungen von SEBA seinem *Cancer ruricola* zugeordnet und für die bei MARCGRAV (1648) abgebildete „Uca Una Brasiliensibus" den Namen *Cancer uca* eingeführt, wobei er den von ihm bereits früher (LINNAEUS 1763) beschriebenen *Cancer cordatus* aus Surinam, der nach unserer heutigen Auffassung identisch mit dem bei MARCGRAV abgebildeten Tier ist, auch noch als getrennte Art aufführt (LINNAEUS 1767a: 1039-1041). Die schon rein typologische Unhaltbarkeit dieser Unterscheidung bemerkte schon HOUTTUYN (1769), der in seiner holländischen Ausgabe der Systema Naturae Kritik in dieser Hinsicht übte, die von MÜLLER (1775) in der deutschen Ausgabe desselben Werkes wiederholt wird. In der Ausgabe von GMELIN (1788) ist die Abbildung 4 auf SEBAs Tafel 20 *Cancer cordatus* LINNAEUS zugeordnet und nicht mehr *C. ruricola*. Alle Autoren des XVIII. Jahrhunderts nach LINNAEUS haben die großen Landkrabben in der Gattung *Cancer* belassen. Im Jahre 1796 wurde die erste asiatische Landkrabbe von J.F.W. HERBST als *Cancer carnifex* benannt, beschrieben und abgebildet, so daß am Ende des Jahrhunderts drei Arten großer Landkrabben bekannt waren: *Cancer ruricola*, *C. cordatus* (= *C. uca*) und *C. carnifex*.

Mit Beginn des XIX. Jahrhunderts wurde Paris zu einem Zentrum der Carcinologie. In verschiedenen zusammenfassenden Darstellungen wurde nunmehr das Augenmerk hauptsächlich auf die Klassifikation der Decapoda gerichtet, wobei aber auch weitere große Landkrabbenarten beschrie-

ben wurden. Die ersten Autoren (LAMARCK 1801, BOSC 1802-1803, LATREILLE 1802) haben die großen Landkrabben der Gattung *Ocypode* zugeordnet, wobei der Grund dieser Zuordnung weitgehend unklar bleibt. Die Definition von *Ocypode* (viereckiger Carapax, lange Augenstiele) schließt diese Zuordnung eigentlich aus, so daß die frühere Lösung von Autoren wie FABRICIUS, die großen Landkrabben in der Gattung *Cancer* zu belassen, unter diesem typologischen Gesichtspunkt logischer erscheint. Die Zuordnung zu *Ocypode* läßt sich nur dadurch erklären, daß die Terrestrizität der Tiere eine Klassifikation in einer Kategorie mit den ebenfalls in dieser Hinsicht „höher" entwickelten Arten mit viereckigem Carapax nahelegte. Bereits LATREILLE (1802) hatte bemerkt, daß die großen Landkrabben mit ihren breit gerundeten Carapaces innerhalb von *Ocypode* eine Sonderstellung einnahmen. LEACH (1814) führte schließlich für einige von ihnen die Gattung *Gecarcinus* ein, um sie von *Ocypode* abzutrennen. Für Uca Una MARCGRAV führte er im Jahre 1815 die Gattung *Uca* ein, die er aber durch einen formalen Lapsus einer Winkerkrabbe zuordnete. Die folgenden Autoren haben alle großen Landkrabben in den Gattungen *Gecarcinus* und *Uca* belassen (LATREILLE 1817a, LAMARCK 1818, DESMAREST 1823, 1825), wobei diese Gattungen den von LATREILLE (1817b) eingeführten „quadrilatères" zugeordnet blieben, die besonders durch den viereckigen (!) Carapax und die abfallende Stirn gekennzeichnet blieben. Mit Einführung von *Cardisoma* durch LATREILLE (1828) wurde die Einteilung feiner.

Erst H. MILNE-EDWARDS (1834, 1837) hat die näheren Beziehungen der großen Landkrabben zu den „quadrilatères" erklären können, indem er durch Untersuchungen am Genitalapparat erkannte, daß cyclo- und catometope Krabben vorkommen, wobei die großen Landkrabben letzteren zugeordnet werden konnten. Damit war auch die Unterscheidung etwa von *Cancer* und ähnlichen Gattungen kein Problem mehr und der Tribus der „Gecarciniens" blieb innerhalb der Catometopa durch die aufgetriebenen Branchialregionen charakterisiert. Die Definition der Catometopa ist ein

wichtiger Schritt in der Systematik der Brachyuren, dessen Konsequenzen noch bis heute zu spüren sind. H. MILNE-EDWARDS hat somit erstmals die Beziehungen der Gecarcinidae zu den übrigen hochentwickelten Gruppen morphologisch untermauert.

Einen anderen, typologisch begründeten Versuch zur Klassifikation der Brachyuren hatte W. DE HAAN im Jahre 1833 begonnen und 1850 zu Ende geführt. Er ordnete die großen Landkrabben wiederum der Familie Cancroidea zu und zwar als Untergattungen zu zwei verschiedenen Gattungen: *Ocypode* (*Cardisoma*), *Ocypode* (*Uca*), *Grapsus* (*Gecarcinus*). Die Unterscheidung anhand der Insertionsstelle der dritten Maxillipeden läßt sich nicht durchhalten und überhaupt ist das System von DE HAAN schwer nachvollziehbar, worauf auch besonders BALSS (1957) hingewiesen hat. Eine weitere Diskussion erübrigt sich aus diesen generellen Gründen.

In der Klassifikation von DANA (1852) werden die Gecarcinidae als Familie der Grapsoidea (= Catometopa) geführt, womit dieser Autor H. MILNE-EDWARDS (1837) folgt. Neben den dort eingeschlossenen drei Gattungen wird *Gecarcinucus* H. MILNE-EDWARDS 1844, die bereits der Originalautor den Gecarciniden zugeordnet hatte, endgültig in die Familie inkorporiert, was auch H. MILNE-EDWARDS (1853) beibehält. Hierbei zeigt sich eine erstaunliche Inkonsequenz beider Autoren. *Gecarcinucus* ist als typische Süßwasserkrabbe hinsichtlich der Lage der männlichen Geschlechtsöffnung cyclometop. Die Zuordnung zu den Gecarciniden erfolgt wegen der ähnlich stark angeschwollenen Kiemenregionen und der vorhanden Dornen auf den Dactyli der Pereiopoden. Hier ist also eine Umkehr der Merkmalsgewichtungen erfolgt, die verständlich ist, da dem „allgemeinen Erscheinungsbild" und dessen Ähnlichkeit großes Gewicht beigemessen wurde. DANA (1852) hat Gruppierungen innerhalb der Familie vorgenommen, indem er alle Gattungen mit frei sichtbaren Palpen der dritten Maxillipeden zu der

Unterfamilie Ucainae zusammenzog, der er die Gecarcininae gegenüberstellt, die nur die Gattung *Gecarcinus* enthalten. Innerhalb der Ucainae unterscheidet er zwei Gruppen, die er nicht gesondert benennt, nämlich solche mit klaffenden dritten Maxillipeden (*Cardisoma*, *Gecarcoidea*) und solche mit dicht schließenden (*Gecarcinucus*, *Uca*). H. MILNE-EDWARDS (1853) schließt sich dieser Klassifikation zwar nicht an, trennt aber die Gattung *Uca* von den übrigen Gecarciniden als „Gecarcinacés ocypodoides" auf Grund der nicht bedornten Dactyli der Pereiopoden ab. Wichtig ist, daß dieser Autor erkannt hat, daß es unter den Süßwasserkrabben Formen gibt, die den Gecarciniden äußerlich ähnlich sehen können. Die Tatsache, daß man bei konsequenter Anwendung seines 1834-37 formulierten Einteilungsprinzips in der allgemeinen Gestalt ähnliche Formen weit voneinander trennen müßte, macht diesen Autor etwas hilflos, was sich darin äußert, daß er die Süßwasserkrabben als „première tribu satellite des Gecarcinacés. Thelphusinae" in die Nähe dieser Familie rückt. Hier tritt also bereits das Problem auf, daß „allgemeine Ähnlichkeit" und Verwandtschaft nicht unbedingt konform gehen müssen. Dieses Problem ist in der Folgezeit offen geblieben.

Nachdem BOAS (1880) nach vergleichenden Studien ein System der Dekapoden entworfen hatte, war es ORTMANN (1894a, 1897), der dieses im Bereich der Brachyuren ausbaute. In der Gattungseinteilung und der Definition der Familie macht dieser Autor keine Unterschiede zu H. MILNE-EDWARDS. Vielmehr setzt nun eine Diskussion um die Unterscheidbarkeit der beschriebenen Arten ein (zu dieser Zeit waren bereits alle auch heute anerkannten Gecarciniden-Arten mit Ausnahme von *Pelocarcinus weileri* SENDLER 1912 beschrieben). Tatsächlich war diese Diskussion dadurch notwendig geworden, daß die Arten mit den bis dahin verwendeten äußeren Merkmalen nicht auseinanderzuhalten waren. Im Gegenteil: da Jungtiere sich von älteren Tieren stärker unterscheiden können als die im äußeren Erschei-

nungsbild wegen der Anpassung an weitgehend gleiche ökologische Bedingungen sehr uniformen Arten, waren die diversen Altersstadien als „Arten" beschrieben worden, was sich noch mehr dadurch verkomplizierte, daß bisweilen Jungtiere der einen Art im heutigen Sinne von älteren einer anderen durch Juvenilmerkmale unterschieden wurden, die sie aber auch von größeren Formen der eigenen Art unterscheiden. Da mittlerweile nicht nur Einzelstücke sondern auch Zwischengrößen bekannt waren, konnte man nicht mehr mit gutem Gewissen die alten „Arten" aufrecht erhalten. ORTMANN (1894a) löste das Problem radikal: Er zog alle Arten von *Cardisoma*, bis auf zwei, *guanhumi* und *hirtipes*, zusammen, welche sich durch die Stellung des Epibranchialzahns unterscheiden sollten (dies läßt vermuten, daß ORTMANN mit *hirtipes* nicht diese Art im heutigen Sinne sondern *Discoplax rotundum* incl. *longipes* meint). Dasselbe tat er bei *Gecarcinus*, innerhalb derer er nur *ruricola* und *lagostoma* aufrecht erhielt, wobei er die zweite Art nicht untersucht hat. Diese „Radikalkur" ORTMANNs hat später zwar kaum mehr Anhänger gefunden, war aber auf Grund der damals verwendeten Merkmale logisch und konsequent.

Nachdem ALCOCK (1900) *Gecarcinucus* konsequenterweise aus den Gecarciniden entfernte, gab BORRADAILE (1907) dem System der Dekapoden im wesentlichen die Form, die es prinzipiell auch heute noch hat. Die Gecarciniden werden als Catometopen behandelt und definiert als Landkrabben mit gerundeten Seitenrändern und querovalem Körper (Carapax). Auch BALSS (1957) definiert die Gecarciniden so wie BORRADAILE dies getan hat.

Erst CHACE & HOBBS (1969) und TÜRKAY (1970) haben eine Veränderung im Umfang der Familie vorgenommen, indem sie *Ucides* zu den Ocypodidae überführten. TÜRKAY (1982) hat neuerdings die Verwandtschaftsbeziehungen dieser Gattung diskutiert und sie zusammen mit der monotypischen australischen Gattung *Heloecius* in einer neuen Unterfamilie der Ocypodidae zusammengefaßt. Dabei wurde endgültig

klar, daß die Ähnlichkeit zu den Gecarcinidae auf Konvergenzen in Anpassung an einen ähnlichen Lebensraum beruht. Gerundete und aufgeblasene Kiemenregionen sind bei allen Landkrabben zu erwarten, auch wenn sie sich aus unterschiedlichen Ausgangsformen entwickelt haben.

Die übrigen Gecarcinidae wurden von TÜRKAY (1970, (1973a, 1974) in einer Serie von Arbeiten revidiert. Die Ausgangssituation war hierbei klar und folgt aus der dargestellten historischen Entwicklung. Aus dieser wird deutlich, daß die später zu den Gecarciniden zusammengefaßten großen Landkrabben stets als biologische Einheit aufgefaßt wurden, für die man eine morphologische „Klammer" suchte. Die Kenntnis ihrer terrestrischen Lebensweise hat sie bereits von Anbeginn an als hochentwickelte Formen erscheinen lassen, wofür erst seit H. MILNE-EDWARDS (1837) auch morphologische Argumente gesammelt wurden. Diese Situation täuscht eine historische Kontinuität vor, die es in Hinblick auf die Merkmalsauswahl und -gewichtung nie gegeben hat. Nur die Kenntnis ihrer terrestrischen Lebensweise hat die Gecarciniden davor bewahrt, innerhalb der Brachyuren hin- und hergruppiert zu werden, wie dies mit anderen Formen geschehen ist. Die Aufgabenstellung bei einer Revision der Familie, die auch bis in die Arttaxonomie hineinwirken sollte, konnte also nur darin bestehen, die zur Einteilung verwendeten Merkmale funktionell-morphologisch näher zu untersuchen und eine evolutionsbiologisch sinnvolle Gewichtung vorzunehmen. Da Tiergruppen keine Realitäten sind, sondern eine Aussage darstellen, daß die so zusammengefaßten Formen näher miteinander verwandt sind als mit anderen, kommt den verwendeten Merkmalen eine Bedeutung besonderer Art zu. Sie sind die „Argumente" einer solchermaßen gemachten „Aussage" und damit auch nicht beliebig aussuchbare und gleichgewichtige Strukturen.

Die vorliegende Arbeit ist die Synthese dieser über mehrere Jahre hinweg betriebenen Untersuchungen. Sie beschäftigt sich im merkmalsanalytischen Teil mit der morphologischen und funktionellen Untersuchung von Strukturen, die als Merkmale verwendet wurden und werden, wobei Argumente in Hinblick auf ihre Gewichtung gesammelt wurden. Hierbei sind auch Vertreter anderer Familien zum Vergleich herangezogen worden, so daß dieser Teil in seinen Aussagen über die Gecarciniden hinausgeht und damit auch Material für eine Revision der grapsoiden Krabben bietet. Im taxonomischen Teil werden die Gattungen und Arten (incl. der beschriebenen Fossilien) im Detail dargestellt und die vorher diskutierten Merkmale angewandt.

In den Beschreibungen wurden folgende Abkürzungen verwendet: Car = Carapax, Go/1 = erster Gonopod, Gschlö = Geschlechtsöffnung, HL = Hinterleib, Mxp/3 = dritter Maxilliped, P/1 = erster Pereiopod, P/2-5 = zweiter bis fünfter Pereiopod, VSR = Vorderseitenrand.

AHF = Allan Hancock Foundation (University of Southern California, Los Angeles), AMS = Australian Museum Sydney, BMNH = British Museum (Natural History) London, MCG = Museo civico di Storia naturale Genova, MCM = Museo civico di Storia naturale Milano, MCZ = Museum of comparative Zoology Cambridge (Massachusetts), MHNG = Musêum d'Histoire naturelle Genève, MI = Mauritius-Institute (Port Louis, Mauritius), MNHN = Musêum national d'Histoire naturelle Paris, NHMB = Naturhistorisches Museum Basel, NHMW = Naturhistorisches Museum Wien, NHRMSt = Naturhistoriska Riksmuseet Stockholm, NMNZ = National Museum of New Zealand Wellington, NZOI = New Zealand oceanographic Institute, RMNH = Rijksmuseum van natuurlijke Historie Leiden, SMF = Senckenberg Museum Frankfurt am Main, UMZC = University Museum of Zoology Cambridge, USNM = United States national Museum, UZM = Universitetets zoologiske Museum København, ZII = Zoologisches Institut der Universität Innsbruck, ZMA = Zoologisch Museum, Universiteit van Amsterdam, ZMB = Zoologisches Museum Berlin, ZMGö = Zoologisches Museum Göttingen, ZMH = Zoologisches Museum Hamburg, ZMK = Zoologisches Museum Kiel, ZSI = Zoological Survey of India Calcutta, ZSM = Zoologische Staatssammlung München.

Die Maße geben der Reihe nach an (in mm): Carapax-Breite, Carapax-Länge, Carapax-Höhe, Stirnbreite.

2. Danksagung.

Grundlage für diese Arbeit war das von vielen in- und ausländischen Museen, Instituten und Einzelpersonen zur Verfügung gestellte Material. Mein herzlicher Dank gilt daher folgenden Organisationen und Personen:

Allan Hancock Foundation, University of Southern California, Los Angeles, USA (Dr. J.S. GARTH, Dr. J. HAIG); Australian Museum, Sydney, Australien (Dr. D.J.G. GRIFFIN, Dr. J.K. LOWRY); British Museum, Natural History, London, England (Dr. R.W. INGLE); Instituto de Investigaciónes marinas de Punta de Betín (früher Instituto Colombo-Alemán), Santa Marta, Kolumbien (Dr. W. KAUFMANN, Dr. F. KÖSTER, Dr. E. WEDLER, Dr. B. WERDING); W. LOBIN, (Forschungsinstitut Senckenberg, Frankfurt am Main); Mauritius-Institute, Port Louis, Mauritius (C. MICHEL); Museo civico di Storia naturale „GIACCOMO DORIA", Genova, Italien (Prof. Dr. E. TORTONESE); Museo civico di Storia naturale, Milano, Italien (Dr. G.B. GRIPPA, Dr. E. LEONARDI); Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Zoologie, Paris, Frankreich (Dr. A. CROSNIER, Prof. Dr. J. FOREST, Dr. D. GUINOT, M. DE SAINT LAURENT); Museum of comparative Zoology at Harvard, Cambridge, Massachusetts, USA (Prof. Dr. H.W. LEVI); National Museum of New Zealand, Wellington, Neuseeland (Dr. J.C. YALDWYN); Naturhistorisches Museum, Basel, Schweiz (Dr. E. SUTER); Naturhistorisches Museum, Wien, Österreich (Dr. G. PRETZMANN); Naturhistoriska Riksmuseet, Stockholm, Schweden (Dr. R. OLERÖD); New Zealand oceanographic Institute, Wellington, Neuseeland; Rijksmuseum van natuurlijke Historie, Leiden, Niederlande (Prof. Dr. L.B. HOLTHUIS); Dr. K. SAKAI (Tokushima, Japan); United States national Museum, Smithsonian Institution, Washington D.C., USA (Dr. F. CHACE, Dr. R.B. MANNING); Universitetets zoologiske Museum, København, Dänemark (Dr. T. WOLFF); University Museum of Zoology, Cambridge, England (Dr. C.B. GOODHART); Zoological Survey of India, Calcutta, Indien (Dr. K. TIKADER); Zoologische

Staatssammlung, München (Dr. L. TIEFENBACHER); Zoologisches Institut der Universität, Innsbruck, Österreich (Dr. K. THALER); Zoologisches Museum der Humboldt-Universität, Berlin (Dr. H.E. GRUNER); Zoologisches Museum Göttingen (Dr. E. KUENZER); Zoologisches Museum Hamburg (Prof. Dr. G. HARTMANN); Zoologisches Museum Kiel (Dr. P. OHM); Zoologisch Museum, Universiteit van Amsterdam, Niederlande (Dr. S. PINKSTER, Dr. J.H. STOCK).

Zu danken habe ich auch dem Deutschen Akademischen Austauschdienst (DAAD) in Bonn-Bad Godesberg für die Finanzierung eines Forschungsaufenthaltes in Santa Marta (N-Kolumbien) im Oktober/November 1978, während dessen ich Gelegenheit hatte, die dortigen Gecarciniden in ihrem natürlichen Lebensraum zu beobachten und selbst Aufsammlungen zu tätigen.

Vom Personal des Forschungsinstituts Senckenberg haben mich mit Rat und Tat unterstützt: E. HAUPT, der die meisten Fotografien sowie die Röntgenaufnahmen der Endoskelette anfertigte, H. LANGENDORF, der mich in allen Fragen des Layout beraten hat und H. SCHÄFER, dem ich manchen Rat hinsichtlich der grafischen Gestaltung verdanke.

Meiner Frau H. TÜRKAY verdanke ich anregende Diskussionen hinsichtlich des merkmalsanalytischen und funktionell-morphologischen Teiles. Auch hat sie geduldig die vielen anfallenden Schreibarbeiten erledigt.

Herr Prof. Dr. K. FIEDLER hat sich bereit erklärt, nach dem Tode meines Doktorvaters Prof. Dr. W. SCHÄFER, das Hauptgutachten zu meiner Arbeit zu übernehmen. Ihm verdanke ich auch sehr interessante Diskussionen, insbesondere hinsichtlich verhaltensbiologischer Zusammenhänge.

Mein besonderer Dank aber gilt meinen Lehrern Dr. R. BOTT († 1974) und Prof. Dr. W. SCHÄFER († 1981), durch deren ständige Anleitung und Betreuung ich erst in mein Fachgebiet hineingefunden habe. Dr. R. BOTT hat mich bereits als Schüler in die Carcinologie eingeführt und mich

gelehrt, daß Wissenschaft zuallererst im Zweifel und in der Frage wurzelt. Ihm verdanke ich die Einsicht, daß deskriptives und theoretisches Arbeiten nicht zu trennen sind. Prof. Dr. W. SCHÄFER hat mich die ganzheitliche Betrachtungsweise hinsichtlich des Organismus und seiner Umwelt gelehrt. Ihm verdanke ich die Einsicht, daß Detailstrukturen und -systeme erst im Konsens mit dem Gesamtorganismus verstehbar werden und von dort ihren Stellenwert erhalten.

3. Klassifikation und Merkmale.

(Abb. 7).

Klassifikation von Objekten kann unter verschiedenen Gesichtspunkten erfolgen und je nach Art dieser Klassifikation bestimmen sich auch die zu verwendenden Merkmale. Zur Klassifikation von Organismen ist zunächst ihre allgemeine Ähnlichkeit verwendet worden, wobei diese auch mit einer schöpfungsgeschichtlich verstandenen Verwandtschaft gleichgesetzt wurde. Damit zeigt sich, daß die Vermengung der Begriffe Ähnlichkeit und Verwandtschaft eine lange Tradition hat und ursprünglich durchaus legitim war. Davon, daß diese allgemeine Ähnlichkeit nicht direkt an den Objekten erkennbar war, zeugt, daß CONRAD GESNER in seiner „Historia animalium" keine Klassifikation vornimmt, sondern die Tiere alphabetisch anordnet (GEUS 1975: 5, s. auch SCHÄFER 1974: 13 und LEY 1929). Klassifikation erfolgte nach ihm enkaptisch, nach abgestuften Ähnlichkeiten (s. GEUS 1975, MAYR 1975: 57-61). Mit der Veröffentlichung des Buches „The Origin of Species" von CHARLES DARWIN (1859) war eine neue Situation geschaffen. Die Evolutionistik, deren Wurzeln weiter zurückreichen (vgl. GUTMANN & BONIK 1981a: 172 ff.), nahm dem Begriff „Verwandtschaft" seine Beliebigkeit, indem sie nur noch genealogisch verstanden wird. Klassifikation hat also nach der Formulierung der Evolutionstheorie eine andere zu sein, wenn sie sich als Gruppierung nach abgestufter Verwandtschaft versteht. Von diesem Ausgangspunkt her lassen sich einige Forderungen formulieren, die eine biologisch sinnvolle Klassifikation erfüllen muß. MAYR (1975, 1981) sieht als wichtige Aufgabe einer jeden Klassifikation auch das Wiederauffinden von Information und weist damit auch auf eine pragmatische Komponente hin. Selbstverständlich darf diese pragmatische Komponente nicht dazu führen, daß beliebige Gruppierungen erstellt werden, die sich nur dadurch auszeichen, erkennbar zu sein. Dementsprechend muß eine

biologisch sinnvolle Klassifikation versuchen, eine genealogische zu sein. Diese Forderung ist gleichbedeutend mit dem Prinzip von HENNIG, nach dem Taxa monophyletisch zu sein haben. Solche Monophylie läßt sich aus logischen Gründen nicht damit begründen, daß Organismen einander ähnlich sind, sondern nur durch Argumentation. Argumentation bedeutet Wägung und Bewertung von Strukturen, die damit nicht wertneutral betrachtet werden können. Dies ist der Grund, weshalb reine Phänetik und ihre quantifizierte Form, die numerische Taxonomie nichts zur Ermittlung monophyletischer Gruppen beitragen können, worauf bereits u.a. MAYR (1975: 211, 1981: 510) und PETERS (1976: 329) hingewiesen haben. Alle diese Autoren, wie auch zuletzt BONIK (1981), stimmen darin überein, daß Klassifikation nur dann eine phylogenetische Bedeutung zukommt, wenn die benutzten Merkmale evolutionsbiologisch gewertet und damit ihre Bedeutung argumentativ abgesichert wird. Diese Wertung kann und sollte auch stets, wo möglich, eine Aussage über Apo- und Plesiomorphie einschließen. Dieser Forderung schließt sich neben dem HENNIGschen genealogischen Ansatz, der bereits erwähnt wurde, die sogenannte „evolutionistische Systematik" im Sinne von MAYR (1974, 1975) an, die die Organismen nach genealogischer Verwandtschaft und Ähnlichkeit gruppieren möchte, ein Ansatz, der ein allzu großes subjektives Feld der Ähnlichkeitsbewertung aufweist und daher kaum strikt arbeiten kann. Aus diesen auch in ähnlicher Form bereits von PETERS (1976) vorgebrachten Einwänden heraus wird in dieser Arbeit nicht der Versuch einer „evolutionären" Klassifikation gemacht.

Zu diskutieren bleibt damit der Ansatz von HENNIG und sein Verwendbarkeit, worüber es ein ausgedehntes Schrifttum gibt (z.B. ist die Zeitschrift „Systematic Zoology" seit Jahren mit z.T, sehr kontrovers vorgetragenen Ansichten zu HENNIGs Theorem gefüllt). Es soll hier nicht eine Diskussion all dieser Aspekte angestrebt, sondern der eigene Standpunkt in der Diskussion darge-

gestellt werden. HENNIGs Ansatz ist, wie bereits erwähnt, fest mit der Monophylie verbunden, die durch Synapomorphie nachgewiesen werden soll. Das Prinzip ist in sich geschlossen und logisch und kann auch mit dem Biospezieskonzept zur Deckung gebracht werden, indem es von einer dichotomen Verzweigung ausgeht und damit den Speziationsprozeß nachzeichnet. Schwierigkeiten entstehen insbesondere dadurch, daß die Determiniertheit der Dichotomie in frühen Phasen der Speziation nicht gegeben sein muß, so daß oszillierende Entwicklungen möglich sind (BONIK 1981) und, für die Praxis von größter Wichtigkeit, das morphologische Gefälle zwischen den Arten einer Verwandtschaftsgruppe so gering sein kann, daß eine sinnvolle Ermittlung von Plesio- und Apomorphien sehr in Frage gestellt ist. Dichotome Stammbäume solcher Formen täuschen nur eine Genauigkeit und Interpretierbarkeit vor, die in Wahrheit gar nicht gegeben ist. Da an der Basis eines jeden Systems solche Formenschwärme zu erwarten sind (zumindest ist dies der Regelfall), kann eine evolutionistisch verstandene Argumentation erst bei einem gewissen Gefälle zu greifen beginnen. Damit ist aber die Feststellung einer absoluten Monophylie utopisch und nicht erfüllbar. Von einem anderen Blickwinkel aus betrachtet muß man sogar erwarten, daß ganze Schwärme von nahe verwandten Arten sich unter ähnlichen Selektionsdrucken in die prinzipiell gleiche Richtung entwickeln. Die solchermaßen erworbenen Apomorphien sind eigentlich konvergent erworben, wenn man von einer absoluten Monophylie ausgeht. Ein Ausweg aus dieser Situation bietet sich nur an, wenn man eine relative Monophylie zuläßt, bei der die HENNIGsche „Stammart" durch eine „Stammgruppe" ähnlicher Arten ersetzt wird, wobei die Klärung der Genealogie der in den Linien des HENNIGschen Stammbaumschemas entsprechenden Bahnen verlaufenden Artenschwärme offen bleiben kann (Abb. 7). Dieses Verfahren hat den Vorteil, Bahnungen angeben zu

können, wenn das morphologische Gefälle groß genug ist, um eine Aussage zuzulassen. Auf die großen Schwierigkeiten wenn nicht gar die Unmöglichkeit der Ermittlung einer absoluten Monophylie haben bereits MAYR (1975), PETERS (1976) sowie GUTMANN & BONIK (1981b) hingewiesen. GRASSHOFF (1976) hat als evolutionistisch sinnvollen Ausweg aus diesem Dilemma das „Konstruktionsniveau" als Begründung für natürliche Gruppen vorgeschlagen. Im Bereich der dekapoden Crustaceen hat es eine Monophylie-Diskussion nie gegeben. Erst BOTT (1972) hat die Schwierigkeit einer absolut monophyletischen Entstehung der Süßwasserkrabben erkannt und diese daher von „Basisgruppen" abgeleitet („der hier gebrauchte Ausdruck Basisgruppe ist etwa gleichbedeutend mit der Stammart bei HENNIG". BOTT 1972: 67). Der Grundgedanke dabei ist, daß man durch nichts belegen kann, daß in der Übergangssituation nur eine Art der Stammgruppe der Süßwasserkrabben den neuen Lebensraum besiedelt und dort die heutige Artenvielfalt hervorgebracht hat. Im Gegenteil: da es sich bei der Besiedlung des Süßwassers und anderer Lebensräume um einen naturgesetzlichen Vorgang handelt, der überall dort stattfinden kann, wo geeignete Tiere in geeigneten Lebensräumen vorkommen (s. TÜRKAY 1973d), kann die Besiedlung etwa des Süßwassers mit Krabben weltweit gleichzeitig durch verschiedene Arten einer Verwandtschaftsgruppe erfolgt sein, wenn überall sehr ähnliche Bedingungen herrschten (z.B. weltweite Trans- und Regression des Meeres). Ließe man nur absolute Monophylie als Gruppenkriterium zu, könnte man die Ergebnisse einer solchen Besiedlung durch ähnliche Formen nicht als monophyletische Gruppe ansehen, sondern müßte einzelne Süßwasserkrabben-Arten mit marinen Abkömmlingen ihrer Stammarten zusammenfassen. Diese Forderung ist auch schon rein praktisch nicht mehr zu erfüllen, da die „Basisgruppen" sich im marinen Milieu weiterentwikkelt haben und ein Erkennen von genealogischen Beziehungen, wie sie für absolut monophyletische Taxa zu

fordern wären, praktisch ausgeschlossen ist.

Für eine so verstandene Systematik muß man also zunächst die Strukturen, die als Merkmal in Frage kommen, auf ihre Funktionen für den Gesamtorganismus hin untersuchen und Überlegungen über Transformationsmöglichkeiten anstellen. Dabei gilt es, zwei Arten von Merkmalen zu unterscheiden: solche, die anagenetisch innerhalb einer Linie bzw. einer Bahn abwandeln und solche, die dies in weit geringerem Umfang tun und damit eher die Beziehungen zu den Vorläufergruppen aufzeigen. Die „Bahnen" haben hinsichtlich dieser Merkmale homogen zu sein, d.h. das Gefälle zwischen der Ausbildung dieser Strukturen darf nicht zu groß sein. Solche Merkmale sind bei den Brachyuren in den Gonopoden verfügbar, bei denen der Selektionsdruck nur auf Funktionserhaltung, also möglichst effektiver Spermaübertragung liegt. Damit besteht so lange keine Veranlassung, ein solches funktionsfähiges Übertragungssystem umzubauen, wie dies nicht durch evolutive Abwandlungen der Körperkonstruktion erzwungen wird. Dies bedeutet, daß innerhalb eines Evolutionsniveaus völlig verschieden gebaute Gonopoden nicht auseinander entstanden sein können, sondern aufzeigen, daß das in Frage stehende Evolutionsniveau von verschiedenen Linien bzw. Bahnen erreicht worden ist. Dies ist insbesondere bei den Besiedlern des Süßwassers und des Landes sehr hilfreich, da nun der Körper anderen Effiziierungszwängen unterliegt als vorher und damit konvergent sehr ähnlich Formen anderer Stammeslinien werden kann. Hier kann und muß also eine genealogische Gruppierung im aufgezeigten Sinne quer zur phänetischen Ähnlichkeit der Organismen laufen (TÜRKAY 1975a). Die andere Merkmalsgruppe, die innerhalb der Linien bzw. Bahnen anagenetisch abwandelt, kann dies in verschiedenen solcher Linien auf der Basis unterschiedlicher Substrate an Arten parallel tun, wenn ein Adaptationszwang in diese Richtung vorliegt.

Die vorstehenden Ausführungen wurden bewußt in ihrer Konkretisierung an die in dieser Arbeit behandelten Brachyuren angebunden, da aus der gegenwärtigen Diskussion um die Ermittlung phylogenetischer Beziehungen deutlich wird, daß es nur wenige allgemeine Maximen des Vorgehens gibt und daß ansonsten jede Klassifikation ein Argumentationsschema ist, daß durch seine innere Schlüssigkeit und Begründung lebensfähig ist.

Nach der Diskussion des Hintergrundes und der Maximen der hier aufgebauten Klassifikation, müssen noch einige Bemerkungen zum Vorgehen auf der Artebene, also bei der Taxonomie, gemacht werden. Die verschiedenen zur Verfügung stehenden Artbegriffe, sowie ihre Vorzüge und Mängel, hat zuletzt BONIK (1981) dargestellt. Unabhängig vom angewandten Artbegriff läßt sich ganz generell sagen, daß biologisch sinnvolle Einheiten auf der Artebene in Hinblick auf anagenetisch faßbare und relevante Merkmale homogen, oder, wenn das Gefälle gering ist, kontinuierlich zu sein haben. Die Merkmalsdiskussion, die für die Systematik von Interesse ist, zeigt also auch auf der taxonomischen Ebene ihre Wirkung, indem sie hilft, die Wahrscheinlichkeit einer genetischen und fortpflanzungsbiologischen Kompatibilität abzuschätzen und nur dies führt zu biologisch sinnvollen und natürlichen Taxa auf der Artebene, die je nach angewandtem Artkonzept verschieden breit gefaßt sein können (s. BONIK 1981). So wäre z.B. der Einschluß von Formen mit völlig verschieden gebauten Gonopoden in einer Art, wie dies CRANE (1975) bei *Uca* getan hat, indem sie solche Formen als Unterarten von *Uca vocans* ansieht, durch nichts wahrscheinlich zu machen. Hier hat Variabilität ihre Grenzen. Ebenso sinnlos ist es hingegen, „Arten" an Merkmalen wie etwa der Größe von Vorderseitenrandzähnen als Zeichen für natürliche Einheiten festmachen zu wollen. Im Spannungsfeld zwischen diesen beiden Extremen spielt sich Taxonomie ab. Auch hier kommt also der Merkmalsauswahl und der Argumentation dafür besondere Bedeutung zu.

Grundsätzlich gibt es auf dieser Ebene zwei Klassen von Merkmalen. Nur solche, mit Hilfe deren Differenzen man genetische Inkompatibilität und Fortpflanzungsisolation wahrscheinlich machen kann, können zur Ermittlung von reproduktiven Einheiten genutzt werden. Hier bieten sich also in erster Linie wieder die generativen Organe an, aber auch, abhängig von einer schlüssigen Argumentation in Hinblick auf genetische Inkompatibilität, andere Strukturen. Man kann zwar nicht garantieren und erkennen, ob solchermaßen ermittelte Einheiten auch den reproduktiven entsprechen, oder ob sie in noch mehr, etwa ethologisch isolierte Einheiten zerfallen. Bei einer evolutionsbiologisch richtigen Argumentation hinsichtlich der potentiellen Fortpflanzungsschranken struktureller Natur, können aber aus logischen Gründen die Grenzen sich ethologisch unterscheidender Einheiten nicht quer dazu laufen. Die andere Klasse von Merkmalen sind Strukturen, die den ursprünglichen Begriffsinhalt „Merk-Mal" (=Kennzeichen), Strukturen an denen man bestimmte Arten erkennt, beibehalten haben. Diese Strukturen können, in einer Diagnose zusammengefaßt, gewissermaßen einen „Steckbrief" für eine Art bilden, deren natürliche Existenz bereits anderweitig geklärt sein muß. Hier wird in der Taxonomie oft ein schwerwiegender Denkfehler begangen, indem beide Merkmalsklassen vermengt werden. Da man Arten oft bequem an peripheren Kennzeichen erkennen kann, werden solche Merkmale auch analog zur Abgrenzung von Einheiten verwendet, die als Arten bezeichnet werden, es aber nicht im fortpflanzungsbiologischen Sinne sind, da niemand an diesen Kennzeichen primär Fortpflanzungsisolation wahrscheinlich machen kann. Somit ergibt sich für das von mir gewählte Vorgehen zur Ermittlung von Arten, die zumindest potentiell Fortpflanzungsgemeinschaften entsprechen, das Primat von Merkmalen der ersten Klasse, die argumentativ im merkmalsanalytischen Teil dieser Arbeit behandelt werden. Weitere Kennzeichen können dann in den Diagnosen genannt bzw. in den Beschrei-

bungen enthalten sein. Da es sich bei den Gecarciniden um biparentale Organismen handelt, ist die Anwendung des Biospezieskonzeptes sinnvoll, so daß im Abschnitt 5 die Beziehungen der aufegstellten Einheiten zu Biospezies diskutiert werden.

4. Merkmalsanalytischer Teil.

4.1. Der Carapax.

(Abb. 8-13).

Der Carapax ist der Körperteil, der lange Zeit die klassischen Merkmale für die Systematik und Taxonomie der Brachyuren lieferte. Dies ist sehr verständlich, da er der Krabbe die Gestalt gibt und somit jedem Beobachter zunächst auffällt, sogar auf den ersten Blick mit dem „Körper" identifiziert wird. Aussagen wie etwa: „Charakteristisch für die Gattung ist die stark seitlich verbreiterte ovale Körperform ..." (LUTHER & FIEDLER 1967: 129), die sich eigentlich nur auf die Form des Carapax beziehen, verdeutlichen diese Art der Wahrnehmung und auch des Erkennens von Brachyuren. Es ist daher kaum verwunderlich, daß Unterschiede der Körperform (eigentlich Carapaxform und allgemeiner Eindruck der Pereiopoden) als wichtig angesehen wurden, da sie erkennbarer sind als andere Merkmale, die eine Präparation oder genauere Analyse erfordern. Von H. MILNE-EDWARDS (1834-1837) bis BALSS (1957) spielte im System der Brachyuren die Carapaxform eine große Rolle. An diesem prinzipiellen Übergewicht änderte auch die Tatsache wenig, daß schon früh erkannt wurde, daß eine reine Klassifikation nach Carapaxformen zu offensichtlich künstlichen Einheiten führte und man daher noch andere Merkmalskomplexe (Lage der männlichen Geschlechtsöffnung, dritte Maxillipeden, Augenhöhlen etc.) heranzog, da all diese Komplexe sich der allgemeinen Körperform unterzuordnen hatten. Damit war man völlig blind für die Tatsache, daß der Aufbau des Brachyurenkörpers vielmehr vom Körperstamm her bestimmt wird und der Carapax sich nur über diesen legt. So wird etwa die breite „Körperform" von *Cancer* nur durch einen seitlich weit ausladenden Carapax erzeugt, der auf einem sehr engen Körperstamm aufsitzt, während etwa bei den gleichermaßen gerundeten *Gecarcinus*-Arten der Körper-

stamm sehr viel breiter ist. Auf die bewegungsmechanischen Konsequenzen wird in Abschnitt 4.6. eingegangen, so daß hier nur darauf verwiesen zu werden braucht.

Aus den vorstehenden Ausführungen wird deutlich, daß man bei Verwendung von Carapax-Merkmalen für die Klassifikation sehr vorsichtig und zurückhaltend sein muß, zumal gerade die Bewehrung der Oberfläche und der Ränder sehr große ökologische Abhängigkeiten zeigen und oft als Anpassungen an konkrete Umweltsituationen gedeutet werden müssen, die unabhängig vom Bau des Körperstammes sind. Schöne Beispiele in dieser Hinsicht hat GUINOT (1979: 31 ff.) zusammengetragen und die verschiedenen Merkmale des Carapax auf breiter Ebene diskutiert, so daß hier von einer nochmaligen Darstellung abgesehen werden kann. Aus der zitierten Arbeit von GUINOT wird deutlich, daß die Bildung des Vorderseitenrandes recht variabel ist und sich nicht phylogenetisch interpretieren läßt, da die Funktion dieser Kante nicht allgemeingültig zu umreißen ist. Eine vergleichende funktionsmorphologische Untersuchung fehlt bis heute. Das Furchenmuster und die Regionen des Carapax sind nicht von allen Autoren im richtigen Sinne gebraucht worden, worauf GUINOT (1979: 37-46) mit Nachdruck hingewiesen hat. Außerdem läßt die Zuordnung dieser Oberflächenstrukturen zu anatomischen Gegebenheiten (Muskelansatzstellen) bislang noch sehr zu wünschen übrig, so daß eine vergleichende Studie sehr wünschenswert wäre. Dies ist insbesondere auch für die Paläontologie der Dekapoden von Interesse, als dort den Carapax-Furchen großer Wert zugemessen wird (cf. FÖRSTER 1967, GLAESSNER 1969). Inwiefern sich die dort ermittelten Zusammenhänge werden bestätigen lassen, ist somit noch völlig offen. Neuerdings hat ALBRECHT (1981) nach vergleichenden Untersuchungen der Furchenmuster und der daran inserierenden Muskulatur der wichtigsten rezenten Gruppen der Astacidea berechtigte Zweifel an den in der Paläontologie nach den Arbeiten von SECRETAN (vgl. z.B. SECRETAN 1972) üblich gewordenen Deutungen geäußert und gezeigt, daß die Furchen im wesentlichen funktionell bedingt sind.

Wichtig ist insbesondere die Cervikalfurche, die vorn auf der Oberseite die Grenze zwischen der Branchial- und Hepatikalregion bildet und somit stets vor dem Epibranchialzahn beginnt, weiter hinten dann die Branchial- von der Gastrikalregion abgrenzt und dann in Querrichtung abbiegt, wo sie die Gastrikal- von der Cardiakalregion trennt und so schließlich auf der anderen Körperseite den entsprechenden Verlauf zum Epibranchialzahn hin nimmt. Diese Cervikalfurche begrenzt nach Auffassung der meisten Autoren das Kopftagma, d.h. die Region des Carapax, die mit den Tergiten der Mundwerkzeuge verwachsen ist. Diese Grenze ist in der Cervikalfurche natürlich nicht als solche erhalten, sondern die inneren Vorwölbungen sind Ansatzstellen für Dorsoventralmuskulatur bzw. Magenmuskeln. Wichtig ist ferner, daß weitere Furchen hinzukommen, die von der Cervikalfurche abzweigen, der Sulcus gastroorbitalis, der die Grenze zwischen der Protogastrikal- und Hepatikalregion bildet und auf die Orbitalregion zuläuft, sowie die Branchiocardiakalgrube, die die Branchialregion nach median zu von der Cardiakal- und Intestinalregion abgrenzt. Sieht man von der Benennung und üblichen Klassifikation der Furchen ab, so ist ein Muster kontinuierlich ineinander übergehender Furchen vorhanden, das die Branchialregion von den übrigen Regionen abgrenzt. Auch die Gastrikalregion ist gegenüber der Hepatikal und Cardiakalregion gut abgegrenzt.

Entlang der Grenze der Branchialregion (Branchiocardiakal- und Cervikalfurche) inseriert eine Dorsoventralmuskulatur, die vom Carapax, also den Vorwölbungen der genannten Furchen, zum Dach der Kiemenkammer zieht (ABRAHAMCZIK-SCANZONI 1942: 302-305, ALBRECHT 1981: 266). Diese Dorsoventralmuskulatur ist ein wichtiges Verspannungselement, das den Körperinnendruck aufrecht erhält bzw. reguliert, wenn durch Flüssigkeits- oder Nahrungsaufnahme Volumenvergrößerungen eintreten, die das Tier an den weichhäutigen Verbindungsstellen zwischen Carapax und Abdomen überdehnen könnten. Diese Aufgabe wird auch von elasti-

schen Bändern wahrgenommen, die bei hochentwickelten Formen die Muskeln z.T. ersetzen, so daß nur noch einzelne Bündel übrig bleiben.

An dem Querteil der Cervikalfurche und an dem Sulcus gastroorbitalis inserieren Magenmuskeln, ebenso an zwei großen Apodemen, die beiderseits der Mittellinie kurz vor dem Querteil der Cervikalfurche liegen und auf der Oberfläche des Carapax stets als zwei Grübchen zu erkennen sind. Durch die Lage dieser Gastrikalgrübchen läßt sich der Querteil der Cervikalfurche gut lokalisieren, da dieser stets knapp hinter den Grübchen zu suchen ist, worauf bereits GUINOT (1979: 39) hingewiesen hat.

Wie zu sehen ist, kann man also das Furchenmuster von einem funktionellen Gesichtspunkt her betrachten, wobei dann durchaus die Frage berechtigt scheint, ob etwa die Cervikalfurche tatsächlich etwas mit der Grenze des Kopftagmas zu tun hat, was von ALBRECHT (1981) mit gutem Grund abgelehnt wird, oder ob sie nicht vielmehr in ihrem vorderen Teil gemeinsam mit der Branchiocardiakalfruche die Kiemenräume abgrenzt. Da das beschriebene Furchenmuster im Prinzip bei allen Dekapoden gleich ist, kann diese Frage nur vergleichend morphologisch im Rahmen der Malacostraca gelöst werden. Für die Dekapodensystematik ist dies aber nicht sehr wesentlich, da es hier zunächst auf die Frage ankommt, ob die Cervikalfurchen der verschiedenen Dekapodengruppen einander homolog sind. Dies muß bejaht werden, da in allen Fällen, in denen die Muskulatur des Magens untersucht wurde, immer dieselben Muskeln an den entsprechenden Abschnitten des Furchenmusters inserieren. Es gibt auch keinen Grund, weshalb bei grundsätzlich gleicher Funktion, etwa des Magens, alte, bereits vorhandene und der Insertion dienende Furchen ab- und neue wieder aufgebaut werden sollten. Somit kann davon ausgegangen werden, daß die Cervikalfurche dazu dienen kann, die Grenze zwischen Branchial- und Gastrikal- bzw. Hepatikalregion auf dem Carapax zu erkennen. Durch entspre-

chende Benutzung der übrigen Furchen läßt sich der Carapax verschiedener Gruppen auch sehr viel sinnvoller miteinander vergleichen.

Bei allen Gecarcinidae ist die Kiemenhöhle in Anpassung an die Luftatmung stark vergrößert, so daß Volumen und Oberfläche der Kiemen im Verhältnis zum Volumen der Kiemenkammer verringert sind (BLISS 1968). Dies äußert sich darin, daß die Kiemenkammer besonders weit nach vorn auslädt und damit der Epibranchialzahn immer näher an den Exorbitalzahn zu liegen kommt. Damit verändert sich auch der Verlauf der Cervikalfurche. Je terrestrischer die Formen sind, um so mehr werden bei adulten Tieren die Branchialregionen aufgewölbt, was zu einer Reduktion der Vorderseitenrandkanten führt. Die Tiere wirken dadurch wesentlich glatter, indem auch das Furchenmuster schwächer wird und z.T. nur noch manche Teile zu erkennen sind.

Bei *Epigrapsus* (Abb. 13) ist die vordere Ausdehnung der Branchialregion noch gering, so daß der Epibranchialzahn nicht sehr nahe beim Exorbitalzahn steht. Dies und die seitlich wenig ausladenden Branchialregionen bedingen, daß diese Gattung die vergleichsweise kleinsten Kiemenkammern von allen hier behandelten Formen hat. Die Furchung ist im übrigen schwach ausgebildet. Von der Cervikalfurche ist bisweilen der distale Teil erkennbar, regelmäßiger aber der transversale Mittelteil, der zusammen mit den an ihn anschließenden Teilen der basalen Cervikal- und Branchiocardiakalfurche eine H-förmige Struktur bildet, die im beschreibenden Teil H-Furche genannt wird. Der Sulcus gastroorbitalis ist völlig erloschen, die vordere Spitze der Mesogastrikalregion ist bisweilen deutlich und setzt sich in der Mittelfurche fort, die die Stirnloben beider Körperhälften trennt. Die Gastrikalgrübchen sind stets gut ausgebildet und deutlich erkennbar. Für alle weiteren Details und die Ausprägung der Merkmale bei den beiden Arten der Gattung kann auf den taxonomischen Teil verwiesen werden.

Bei *Discoplax* (Abb. 12) ist der Abstand zwischen Epibranchial- und Exorbitalzahn in der Reihenfolge: *longipes*, *rotundum*, *hirtipes* verringert. Die seitlich ausladenden Branchialregionen bedingen, daß auch bei *longipes* die Kiemenkammern größer sind als bei *Epigrapsus*. Das Furchenmuster entspricht dem bei *Epigrapsus* beschriebenen, wobei alle Furchen hier stets deutlicher sind. Die Gastrikalgrübchen sind auch hier bei allen Arten deutlich.

Bei *Cardisoma* (Abb. 11) ist der Epibranchialzahn recht nahe dem Exorbitalzahn und die Furchung ist bei erwachsenen Tieren bis auf H- und Mittelfurche weitgehend zurückgebildet. Das distale Ende der Cervikalfurche ist ebenfalls wahrnehmbar und liegt sehr weit vorn. Die von BRIGHT (1966: 197) gegebene Abbildung, wonach die Cervikalfurche weiter hinten endet ist falsch. Auch hier sind die Gastrikalgrübchen deutlich und gut ausgebildet.

Bei *Gecarcoidea* (Abb. 10), *Johngarthia* und *Gecarcinus* sind die Verhältnisse recht einheitlich, so daß hier nur eine allgemeine Beschreibung gegeben zu werden braucht und im übrigen auf die Beschreibungen im taxonomischen Teil verwiesen werden kann. Auffallend ist bei allen drei Gattungen eine trapezförmige kleine Metagastrikalregion, die nach vorn zu nicht spitz ausläuft, sondern schon recht weit hinten Anschluß an die Mittelfurche findet, welche dem vorderen Teil der Gastrikalregion und der eigentlichen Frontalmittelfurche entspricht. Die Cervikalfurche ist recht deutlich und endet kurz hinter der Orbita, ohne daß ein Epibranchialzahn auffällt. Die Branchiocardiakalfurche ist nur in ihrem vorderen Teil sehr deutlich. Die Gastrikalgrübchen sind deutlich. Bei allen drei Gattungen haben wir einen besonders stark vergrößerten Kiemenraum vorliegen.

Aus dieser Darstellung wird deutlich, daß bei den Gecarcinidae prinzipielle Unterschiede in der Ausbildung des Carapax nicht vorkommen. Lediglich eine Gradation in der Größe der Kiemenräume ist deutlich, was aber genealogisch nichts aussagt.

4.2. Die Augenhöhlen.
(Abb. 14-17).

Die Bildung der Augenhöhlen der Dekapoden ist von BALSS (1940: 56-65) eingehend behandelt worden, so daß sich eine nochmalige Darstellung erübrigt. Bei den hier interessierenden Brachyuren gibt es nach BALSS eine ganze Reihe von Spezialentwicklungen. Charakteristisch für die Grapsiden, Ocypodiden und Gecarciniden ist der Besitz einer Suborbitalkante, die unter dem Unterrand der Orbita auf der Pterygostomialregion verläuft und die nach median hin auf die Epistomkante zuläuft. Bei den genannten Familien ist der eigentliche untere Orbitalrand mehr oder weniger reduziert, so daß bisweilen von ihm nur noch der Infraorbitalzahn (= innere Orbitalecke) sowie der Exorbitalzahn übrig bleiben (z.B. *Eriocheir*, *Varuna* - BALSS 1940; *Brachynotus*, *Hemigrapsus* u.a. Gattungen der Unterfamilie Varuninae der Grapsiden). Die Suborbitalkante kann auch sehr viel näher an die Augenstiele herantreten und ersetzt dann die ursprüngliche weitgehend reduzierte Orbita-Unterkante, die dann oft nur noch als Granulareihe wahrzunehmen ist. Diese so gebildete sekundäre Augenhöhle ist stets daran als solche zu erkennen, daß der Infraorbitalzahn an der Basis des Augenstiels erhalten bleibt und ihr Unterrand auf die Epistomkante zuläuft, anstatt in der Nähe des Basalgliedes der Antenna zu enden.

Die Suborbitalkante fungiert ursprünglich als Strömungsteiler für das bei semiterrestrischen Krabben beim Aufenthalt auf dem Land aus den Exhalationsöffnungen am Mundfeld austretende Wasser, welches auf beiden Seiten der Kante entlangfließt und auf verschiedenen Wegen wieder in die an der Basis der Chelipeden liegende Inhalationsöffnung gelangt. Auf diesem Weg sättigt es sich mit Luftsauerstoff und gibt dabei Kohlendioxid ab. Dieser Vorgang und der Weg des Wassers sind von OLTHOF (1936) für *Eriocheir sinensis* beschrieben worden. OLTHOF betont, daß es sich bei *Eriocheir sinensis* bei dieser Art Luftatmung um eine „Notatmung" han-

delt, da erwachsene Tiere nur aus dem Wasser steigen, um Hindernisse zu umgehen oder zu starker Strömung auszuweichen. Wichtig ist, daß bei dieser fakultativen Atmung an Land im Grunde dasselbe getan wird wie bei der Wasseratmung, indem die Aufnahme und Abgabe des Atemwassers an den gleichen Öffnungen erfolgt. Der Unterschied ist lediglich, daß bei der Luftatmung der Wasserkreislauf geschlossen ist. Die Luftatmung auf diese einfache Weise erzwingt aber nun das Vorhandensein von Leisten, die quer zum Strom stehen, der durch die Wirkung der Schwerkraft den kürzesten Weg nehmen würde, also bei aufrechter Körperhaltung vertikal vom Mundwinkel zur Inhalationsöffnung ginge, wobei die Sauerstoffaufnahme naturgemäß geringer wäre als bei einem längeren Weg über eine größere da rauhere Oberfläche. Damit wird klar, daß auf der Pterygostomialregion vorhandene Leisten, aber auch die Pleuralnaht für die mindestens fakultative Luftatmung bedeutsam sind und daher erhalten bleiben bzw. verstärkt und durch Granula aufgerauht werden. Die rauhen Leisten werden im übrigen auch oft als Stridulationsorgane benutzt, gegen die die Innenfläche der Scheren gerieben wird, womit die rauhen Kanten auch im Wasser eine Funktion erhalten. Inwiefern dies überhaupt die primäre Funktion dieser Kanten ist, bleibt noch zu prüfen, da die marinen Krabben in dieser Hinsicht noch zu wenig untersucht sind. Das erwähnte Strömungs- und Berieselungssystem wird um so wichtiger und z.T. auch komplizierter, je terrestrischer die Krabben leben. Dabei werden auch Strategien der echten Luftatmung entwickelt, so daß das beschriebene Berieselungssystem für die Atmung an Bedeutung verliert und, wo vorhanden, wohl nur noch zum Temperaturausgleich dient. Bei terrestrischen Krabben gewinnt der Gesichtssinn immer mehr Bedeutung und die Augenstiele werden oft verlängert (s. VON HAGEN 1970). Die so gebildeten „Teleskopaugen" beanspruchen natürlich auch mehr Platz, so daß die ursprüngliche Orbita nicht mehr ausreicht. Dies muß einerseits zu einer Verengung der Stirn und andererseits

zu einem graduellen Abbau im lateralen Bereich der ursprünglichen Orbita führen, so daß sich als neue untere Orbitalbegrenzung schließlich die Suborbitalkante anbietet, da diese wegen der großen Umleitung des Atemwassers seitlich weit ausladend ist. Damit ist die Bildung der sekundären Orbitae funktionell erklärt. Diese können seitlich offen sein, wenn die Suborbitalkante den Vorderseitenrand hinter der Augenspitze nicht trifft, oder perfekt geschlossen.

Die Augenhöhlen der Gecarcinidae sind nur einmal durch HILGENDORF (1888) in einer kurzen Publikation behandelt, aber falsch dargestellt und interpretiert worden, worauf bereits BALSS (1940: 65) hingewiesen hat, ohne eine verbesserte Beschreibung zu geben. Tatsächlich ist die Bildung der Orbitae bei dieser Familie vielgestaltig und wird erst aus den oben dargestellten allgemeinen Zusammenhängen verständlich:

Bei den Gattungen *Gecarcinus*, *Johngarthia* und *Gecarcoidea* ist die ursprüngliche Orbita noch erhalten (Abb. 14), wobei zwischen dem Infraorbitalzahn und dem unteren Orbitalrand eine tiefe Fissur klafft. Der Infraorbitalzahn hat gewöhnlich Kontakt zur Außenecke der Stirn und damit ist die Antenne von der Orbita ausgeschlossen. Dieser Ausschluß der Antenna ist hinsichtlich der Abriegelung der Orbita nicht immer perfekt. Bei manchen Arten (etwa *Gecarcoidea natalis*) kann ein mehr oder weniger breiter Spalt zwischen Stirnecke und Infraorbitalzahn bleiben. Die Antenna ändert trotzdem ihre Lage nicht, so daß sie auch hier als ausgeschlossen gelten kann. Die Suborbitalkante ist bei diesen Gattungen als gebogene und gekörnte Linie unter dem primären Orbitalrand erhalten.

Bei *Epigrapsus* (Abb. 15) ist die Kontur der primären Orbita auch noch vorhanden. Ihr Oberrand ist vollständig, ebenso der Exorbitalzahn (bzw. -ecke), der Unterrand hingegen bis auf den Infraorbitalzahn abgebaut. Dieser ist weit von der Stirn getrennt, so daß die Antenna in der

Augenhöhle steht. Die Suborbitalkante ist als lange, gerade und fein geriefte Kante ausgebildet und macht den Eindruck einer Stridulationsleiste. Da die Biologie der Tiere völlig unbekannt ist, kann dieser Eindruck weder bestätigt noch verworfen werden.

Bei *Discoplax* (Abb. 16) ist bereits eine sekundäre Augenhöhle gebildet, wobei die Suborbitalkante, die jetzt als Unterrand der Augenhöhle dient, nicht direkt auf den Exorbitalzahn zuläuft, sondern ein kurzes Stück nach lateral über diesen hinaus. Eine geschwungene Granulareihe, die als feine Kante in Erscheinung tritt, stellt die Verbindung her, so daß die sekundäre Augenhöhle in eine Spitze unter und jenseits des Exorbitalzahnes ausläuft. Der Unterrand der primären Augenhöhle ist als Granulareihe in knappem Abstand parallel zur Suborbitalkante erhalten und läuft, wie zu erwarten, nur bis zur Höhe des Exorbitalzahns. Der Infraorbitalzahn ist ebenfalls deutlich und sitzt an der Basis des Augenstieles. Zwischen ihm und der Stirn klafft ein breiter Spalt, so daß die Antenna in der Orbita steht.

Bei *Cardisoma* (Abb. 17) schließlich ist die Bildung der Augenhöhle prinzipiell wie bei *Discoplax*. Der einzige Unterschied ist, daß die sekundäre Orbita sich nicht oder nur sehr wenig unter und über den Exorbitalzahn hinaus fortsetzt, so daß sie am lateralen Ende perfekter gerundet erscheint. Dieser Zustand ist allerdings nicht ganz einheitlich, indem die sekundäre Orbita bei *C. carnifex* eine leichte laterale Verlängerung zeigt.

4.3. Die Mundwerkzeuge.

4.3.1. Einführung.

(Abb. 18-19).

Bei den Dekapoden sind bekanntlich neben den Mandibeln und zwei Maxillenpaaren noch die drei ersten Thorakopoden zu Mundwerkzeugen umgewandelt und werden Maxillipeden genannt. Eine ausführliche vergleichende Schilderung des Baus dieser z.T. sehr abgewandelten Beine gibt BALSS (1940: 123-146), so daß hier von einer allgemeinen morphologischen Einführung abgesehen werden kann. Eine kurze Charakterisierung wird bei der Besprechung der einzelnen Mundwerkzeuge bei den Gecarcinidae gegeben.

Über die Funktion der Mundwerkzeuge und ihr Zusammenspiel ist bislang noch wenig zusammenfassendes geschrieben worden, da besonders die Arbeit der inneren Mundgliedmaßen schwer zu beobachten ist. Die ausführlichste Schilderung des Freßvorganges einer Krabbe gibt BORRADAILE (1922) am Beispiel der Strandkrabbe *Carcinus maenas*. Diese Darstellung ist anschließend in Hand- und Lehrbücher übernommen worden (z.B. VON BUDDENBROCK 1948, FRETTER & GRAHAM 1976) *). Grundsätzlich wird die Nahrung von den Scheren gepackt und den Mandibeln zugeführt, die den Nahrungsbrocken einquetschen. Dieser wird am anderen Ende von den Scheren festgehalten und von den dritten Maxillipeden mit ihrem mit Zähnchen bewehrten Ischium-Innerand erfaßt. Durch die Bewegung des Beines nach ventral wird von der Nahrung ein Stück abgerissen, das zwischen den Mandibeln klemmt. Damit dieser Brocken von der Peristaltik des Oesophagus erfaßt werden kann, muß er in den Schlund gestopft werden, was hauptsächlich durch die Mandibularpalpen geschieht. Die Mundöffnung wird vorn durch eine breite und vorragende Ober-

*) Die kurze Darstellung der Mundwerkzeuge von zwei *Ocypode*-Arten (*O. ceratophthalma* und *O. ryderi*) durch JONES (1972: 36-38) ist insofern nicht ganz zutreffend, als er die sägenden Teile der Mundwerkzeuge (s.u.) weder abbildet noch darstellt. Diese müssen aber wegen der z.T. carnivoren Lebensweise vorhanden sein, was sich auch durch eine Nachuntersuchung verschiedener *Ocypode*-Arten hat bestätigen lassen.

lippe abgeschlossen, unten und hinten aber durch den unteren Endit der ersten Maxille und beide Endite des ersten Maxillipeden sowie den Paragnathen der Unterlippe, die auf den Mandibeln liegen. Die unteren Endite beider Beine sind nach dorsal eingebogen und ragen somit in den Mundraum hinein (eigene unveröffentlichte Untersuchungen an *Carcinus maenas* und Gecarciniden). Diese Laden (Endite der Praecoxa der ersten Maxille und der Coxa des ersten Maxillipeden) stopfen offenbar Nahrung in den Oesophagus und unterstützen damit die Arbeit des Mandibularpalpus. Es scheint, daß die Endite 1 - 4 der zweiten Maxille, die angeblich keine wesentliche Funktion haben sollen (FRETTER & GRAHAM 1976: 323, "The maxillae apparently do nothing."), zur Abdichtung von Lücken zwischen dem unteren Enditen der ersten Maxille und dem des ersten Maxillipeden dienen. Der obere Endit der ersten Maxille trägt offensichtlich aus Borsten hervorgegangene steife Dornen, die zur Zerkleinerung der Nahrung dienen. Indem die Laden Nahrung zwischen sich einquetschen, können sie durch Auf- und Abbewegung die zwischen den Mandibeln und den dritten Maxillipeden oder Scheren gespannte Nahrung in Art einer Säge abschneiden. Ebensolche Dornen und damit Sägefunktion besitzt der Dactylus der zweiten Maxillipeden. Die Arbeitsebene dieser Gliedmaßen liegt weiter vorn als die der oberen Endite der ersten Maxillen, so daß durch Zusammenwirken beider Gliedmaßenpaare eine Sägewirkung über das ganze Mundfeld hinweg erreicht werden kann. Die oberen Endite der ersten Maxillipeden bedecken die der ersten Maxillen, unter denen sie liegen. Diese Bedeckung scheint beim Schluckvorgang nötig zu sein, da zwischen der Hinterhälfte der „Schneidekanten" der Mandibeln und den unteren Enditen der ersten Maxille und des ersten Maxillipeden noch eine Öffnung frei bleibt, aus der Nahrungsbrocken aus dem Mundraum entweichen könnten, zumal die Mandibularpalpen die Nahrungsbrocken in diese Richtung stopfen. Das bedeutet, daß beim Zerkleinerungsvorgang die oberen Endite der ersten Maxillipeden gespreizt werden, während sie beim Schluckvorgang den Mundraum ventral abschließen.

Zur Verdeutlichung der hier entfalteten funktionellen Zusammenhänge sei der Freßvorgang noch einmal kurz beschrieben:

- Die Krabbe führt die Nahrung mit den Scheren zum Mund, die dritten Maxillipeden werden gespreizt, ebenso die oberen Endite der ersten Maxillipeden und der ersten Maxillen. Die Mandibeln erfassen die Nahrung so, daß ein Teil jenseits der Mandibeln zu liegen kommt.
- Die dritten Maxillipeden werden geschlossen, klemmen die Nahrung ein und werden nach ventral bewegt. Die Nahrung wird damit gespannt. Ist sie nicht widerstandsfähig, reißt sie und der Brocken wird verschlungen (s.u.).
- Bei reißfester Nahrung treten die zweiten Maxillipeden und die oberen Endite der ersten Maxillen in Aktion. Sie klemmen die gespannte Nahrung ein und werden etwa senkrecht zu ihr bewegt. Die erwähnten Dornenreihen zersägen die Nahrung. Ein Brocken klemmt zwischen den Mandibeln und ragt in den Mundraum hinein.
- Die„Sägen" werden gespreizt, die oberen Endite des ersten Maxillipeden schließen sich über der Mandibel, ebenso die dritten Maxillipeden, die wieder dorsal gebogen werden, das Mundfeld ist ventral abgedichtet.
- Verschlingen des Nahrungsbrockens: Die Mandibeln öffnen sich leicht und geben den Nahrungsbrocken frei. Die Mandibularpalpen stopfen den Brocken nach hinten zum Schlund, in den er noch tiefer durch die unteren Endite des ersten Maxillipeden und der ersten Maxille eingeführt wird. Im Oesophagus wird er von der Peristaltik erfaßt und in den Magen befördert.
- Während der Öffnung der Mandibeln wurde ein Teil der Nahrung durch den dritten Maxillipeden wieder in Mandibelnähe gebracht. Nach Spreizung der ersten Maxillipeden und ersten Maxillen kann die Nahrung wieder von den Mandibeln erfaßt werden und das Abschneiden erneut beginnen.

Bei dieser Schilderung des Freßvorgangs wird die Funktion der meisten Teile der Mundwerkzeuge deutlich. Die übrigen nehmen an dem Freß- und Schlingvorgang nicht unmittelbar teil, sondern sind mit dem Respirationsapparat funktionell verknüpft. Hier sind insbesondere zu nennen:

- Der Exopodit (nach BERKELEY 1928 Epi- und Exopodit) der zweiten Maxille, der als Scaphognathit bezeichnet wird und als Antriebsorgan für den Atemwasserstrom dient (vgl. BALSS 1940: 130-132).
- Die Epipodite der drei Maxillipeden, die als „Kiemenbürsten" zur Reinigung der Kiemen dienen (vgl. BALSS 1940: 135-136, FRETTER & GRAHAM 1976: 344-345).
- Die Coxa und der proximale Teil des Epipoditen des dritten Maxillipeden, die als Verschluß der vorderen Einatmungsöffnung an der Basis der Scherenfüße dienen.

Außer diesen aus dem Mundfeld ausgegliederten Teilen der Mundwerkzeuge gibt es auch im Mundfeld solche, die zum Respirationsapparat gehören. Die Ausatmungsöffnung liegt vorn in den Ecken des Mundfeldes. Der zu ihr führende Kanal wird dorsal und lateral von Teilen des Epistoms und des Carapax begrenzt (s. Abschnitt 4.5.), ventral und median hingegen angeblich vom viertelkreisförmig gebogenen Endopoditen der ersten Maxillipeden (BALSS 1940). In Wirklichkeit ist die Bildung des ventralen Abschlusses des Exhalationskanales komplizierter, indem die Exopoditen der ersten beiden Maxillipeden auch hieran beteiligt sind. Diese weisen an ihrer ventro-lateralen Seite eine Eindellung auf, die über die gesamte Länge des Basisgliedes geht. Diese Delle im Exopoditen des zweiten Maxillipeden paßt genau auf einen Randwulst des Carapaxpterygostoms, der das Mundfeld seitlich begrenzt. Seine konvexe dorso-mediane Seite greift hingegen in die Eindellung des Grundgliedes des Exopoditen des zweiten Maxillipeden, dessen konvexe Medianseite wiederum in eine ebensolche Längsdelle der Lateralkante des Endopoditen eingreift. Damit ist der

Exhalationskanal ventral dicht geschlossen und dem übrigen Mundfeld gegenüber abgedichtet (eigene unveröffentlichte Untersuchungen an *Carcinus maenas* und Gecarciniden.- Abb. 18-19). Der Exopodit des dritten Maxillipeden ist an der Bildung des Exhalationskanals nicht beteiligt. Er füllt den Zwischenraum zwischen der Lateralseite der plattenförmig verbreiterten Glieder Basis-Ischium und Merus des Endopoditen und dem oberen Randwulst des Carapaxpterygostoms, so daß die plattenförmigen Glieder zusammen mit dem Exopoditen das Mundfeld Flügeltür-ähnlich bedecken. Die einzige Öfnnung des Systems befindet sich zwischen der Frontalseite des Merus und der Epistomkante, welche das Mundfeld vorn begrenzt. Durch diese Öffnung muß das Atemwasser nach vorn entweichen, so daß durch die beschriebene ventrale Abdichtung des Systems die Exhalationsöffnung noch weiter nach vorn verlegt wird. Die Flagellen der Exopoditen aller drei Maxillipeden schlagen während des Freßvorgangs sehr schnell (FRETTER & GRAHAM 1976: 344-345). Beobachtungen von fressenden Krabben zeigen, daß dadurch Nahrungspartikel, die beim Zerlegen der Nahrung durch Maxillipeden und Maxillen abgeschürft wurden, aus dem Bereich des Mundfeldes geschleudert werden. Da diese Nahrungspartikel nicht mehr aufgenommen werden können, sind sie nutzlos und könnten sogar Schaden verursachen, wenn sie in den Atemwasserstrom gelangen, da gerade bei gespreizten dritten Maxillipeden die Einatmungsöffnung geöffnet ist (s.o.). Die in der bisherigen Literatur üblich gewordene Deutung, die auf PEARSON (1908: 418-419) zurückgeht, wonach die Funktion des Flagellarschlages die Erzeugung eines Wasserstromes ist, der den Atemwasserstrom verstärken soll, halte ich für wenig stichhaltig, da einerseits die Flagella nur während des Freßvorganges aktiv sind, andererseits auch bei Landkrabben (z.B. *Cardisoma*) vorkommen, sofern sie auch bisweilen Nahrung im Wasser aufnehmen (s.u.).

Aus dieser Darstellung über die Funktion der Mundwerkzeuge ergeben sich die Grenzen der Abänderungen sehr deutlich, da der Gesamtapparat stets funktionsfähig bleiben muß. Auch ist klar, daß die Teile der Gliedmaßen, die dem Respirationsapparat angehören, anderen Zwängen unterliegen als die der Nahrungsaufnahme dienenden. Nach BALSS (1940) ist die Abänderung der Mundwerkzeuge innerhalb der Brachyuren nicht sehr groß, was sich sicherlich aus den engen funktionellen Grenzen ergibt. Diese BALSSsche Aussage beruht allerdings nicht auf guter Kenntnis der Mundwerkzeuge aller Brachyuren. Bei dieser Tiergruppe sind die Mundwerkzeuge nie vergleichend dargestellt worden, was darauf beruht, daß die Taxonomie anhand leicht sichtbarer äußerer Merkmale gemacht wurde. Das hat zur Konsequenz, daß die leicht sichtbaren dritten Maxillipeden viel besser bekannt sind als die übrigen Mundwerkzeuge. Die hier gegebene Darstellung der Mundwerkzeuge der Gecarcinidae versteht sich somit auch als Baustein für die vergleichende Morphologie dieser Organe bei den Brachyuren, zumal die inneren Maxillipeden, Maxillen und Mandibeln dieser Tiere bisher nie dargestellt wurden.

4.3.2. Die Mandibeln.
(Abb. 20-24).

Die Mandibeln der Reptantia und erst recht der Brachyura sind sehr einheitlich. Die Pars incisiva ist sehr gut ausgebildet und stellt die Region dar, mit der die Nahrung festgehalten wird. Die Pars molaris hingegen ist stark zurückgebildet und liegt hinter der Pars incisiva, mit dieser durch eine Kante wechselnder Stärke verbunden. Der Mandibularpalpus ist meist drei- manchmal zweigliedrig (BALSS 1940: 127).

Die Gecarcinidae haben sehr ähnliche Mandibeln, bei denen stets die Pars molaris besonders stark zurückgebildet und die diese mit der Pars incisiva verbindende Kante sehr deutlich ist. In Dorsalansicht scheint die Mandibel somit mit einer v-förmigen Randkante versehen zu sein. Die Ränder der Pars incisiva sind bei allen Gattungen außer *Epigrapsus* bei der linken Mandibel glatt, bei der rechten tragen sie einen stumpfen Mittelzahn. Bei *Epigrapsus* sind diese bei beiden Mandibeln mit zwei Zähnen versehen, die ineinandergreifen. Der Mandibularpalpus ist stets dreigliedrig. Bei *Cardisoma* und *Discoplax* ist das Endglied lang und gleichmäßig sichelförmig gebogen. Es erreicht fast die caudale Spitze. Bei den übrigen Gattungen ist es etwas kürzer und breiter.

4.3.3. Die ersten Maxillen.

(Abb. 25-28).

Diese Mundwerkzeuge haben bei den Brachyuren, soweit bekannt, eine recht einheitliche Form und Gliederung, jedoch fehlt eine vergleichende Untersuchung, die alle Brachyurenfamilien berücksichtigt. Grundsätzlich weisen die ersten Maxillen der Krabben drei Bauteile auf: zwei Endite (entsprechen vermutlich den Enditen der Praecoxa + Coxa und Basis - BORRADAILE 1926, BALSS 1940) und ein Palpus (entspricht vermutlich dem Endopoditen). Über die sägende bzw. stopfende Funktion der Endite wurde im einführenden Teil zu den Mundwerkzeugen ausgesagt. Hier soll daher kurz die Maxille als Funktionskomplex dargestellt werden.

Die bei BALSS (1940: 129) gegebene Abbildung der Maxille gibt zwar die Gliederung des Beines richtig wieder, ist aber anderweitig unzulänglich. Wichtig ist nämlich, daß der proximale Teil des unteren Enditen, der zur Coxa und Praecoxa gehört, über den proximalen Teil des oberen Enditen greift, bevor sie mit dem Grundskleriten (Coxa und Praecoxa nach BORRADAILE 1926) des Beines gelenkt. Der von dem oberen Enditen ausgehende Palpus liegt dem proximalen Teil der Mandibeln an und steckt mit seinem Ende in einem Spalt zwischen dem Epimeriten des Mandibelsegmentes und dem Pterygostom des Carapax. Diese basale Führung und Aufhängung im Epistom schränken die Bewegungsfreiheit des oberen Enditen ein, indem ventrale Abklappbewegungen sehr erschwert werden. Damit wirkt die Muskelkraft effektiv im Sinne der Sägebewegung *).

Aus der Darstellung dieses Gesamtkomplexes geht hervor, daß Abwandlungen der Bauteile nur soweit zulässig sind, als sie die Funktion des Gesamtapparates nicht be-

---

*) Die funktionelle Verknüpfung der Verankerung des Palpus ist durch die Feststellung zusätzlich belegbar, daß diese bei den ausgesprochenen Kleinalgenfressern der Gattung *Grapsus* (*G. grapsus*, *G. webbi*, *G. tenuicristatus*) fehlt. Diesen Formen fehlen auch die Sägedornen (eigene unveröffentlichte Untersuchungen).

einträchtigen. Dies ist aber auch der Grund für die recht große Einheitlichkeit im Bau der ersten Maxille der Brachyuren.

Bei den verschiedenen Gecarcinidengattungen treten keine grundlegenden Unterschiede auf. Die oberen Endite können verschieden breit sein (s. Abb. 25-28). Der Palpus ist, wie bei den Brachyuren üblich, zweigliedrig. Seine Spitze ist ausgerandet und mit einem spezialisierten Zipfel versehen, der sehr fest in dem erwähnten Spalt sitzt, so daß es nicht leicht ist, das Mundwerkzeug ohne Beschädigung des Palpus herauszupräparieren.

4.3.4. Die zweiten Maxillen.

(Abb. 29-32).

Wie bereits weiter oben im allgemeinen Teil erwähnt, ist die Funktion dieser Mundgliedmaßen nicht ganz klar. Auch ist die an verschiedenen Stellen gegebene Deutung der Gliederung nicht genügend gesichert, so daß zu der Bedeutung von Unterschieden wenig gesagt werden kann; es bleibt also, sie phänomenologisch zu erfassen und darzustellen:

Nach BALSS (1940) weist die zweite Maxille vier Endite und den Endopoditen auf, die unterschiedlich ausgebildet sein können. Bei *Carcinus*, den BALSS als den Prototyp der höheren Brachyuren ansieht, sind die ersten beiden Endite dünn, während die zwei nächsten breit-lappenförmig und verwachsen sind. Der Endopodit ist proximal breit und verdünnt sich distal plötzlich. BALSS gibt eine Abbildung der zweiten Maxille bei *Carcinus maenas* und bemerkt, daß die Abwandlungen im wesentlichen die Größe der vier Laden betreffen.

Bei den Gecarciniden ist (von proximal beginnend) die erste Lade viel kräftiger als die zweite. Die zweite Lade ist bei *Gecarcinus*, *Gecarcoidea* und *Johngarthia* stark verkürzt, nur noch halb so lang wie die erste und mit dieser auf drei Vierteln ihrer Länge verschmolzen. Noch weiter geht dies bei *Epigrapsus*, bei dem die zweite Lade fast völlig mit der ersten aber auch mit der dritten verschmolzen ist, so daß sie nur noch als kleiner Vorsprung zwischen der ersten und der dritten Lade in Erscheinung tritt. Die dritte und vierte Lade sind, wie auch bei anderen Brachyuren, in ihren proximalen zwei Dritteln miteinander verschmolzen. Der Endopodit ist sehr einheitlich gebildet, indem er basal breit beginnt, sein schlankes Ende aber mindestens ebenso lang und geschwungen ist. Auch der den Atemwasserstrom erzeugende Exopodit (Scaphognathit) ist bei allen Arten einheitlich.

4.3.5. Die ersten Maxillipeden.
(Abb. 33-36).

Die Funktion der ersten Maxillipeden ist weiter oben bereits beschrieben worden. Der Endo- und Exopodit bilden die Begrenzung des Exhalationskanals. Eine Gliederung ist wegen dieser rein statischen Aufgabe unnötig und sogar schädlich. Dies ist daher auch bei allen Brachyuren vermieden. Differenzierungen sind für die höheren Brachyuren bislang nicht beschrieben. Bei Untersuchung der ersten Maxillipeden der Gecarcinidae fiel auf, daß das distale Ende des Endopoditen bei *Cardisoma* einen charakteristischen Knick aufweist, der bei *Carcinus* und *Cancer*, die bislang als Prototypen in der Literatur gedient haben, nicht vorkommt. Die Verhältnisse seien daher kurz umrissen:

Bei *Carcinus* und *Cancer*, die ich zu diesem Zweck nachuntersucht habe, wird auf der Dorsalseite die zum Exhalationskanal gehörende Fläche durch eine Kante begrenzt, die dem Sagittalwulst des Endostoms zustrebt, so daß die Exhalationsöffnung die gesamte Breite des halben Mundfeldes einnimmt. Bei *Cardisoma* hingegen hat sich eine Einbuchtung in der Mitte der Ventralseite gebildet, die weit nach dorsal überragt, so daß die ehemalige Frontalkante V-förmig wird. Das hat zur Folge, daß der laterale Schenkel dieses „V", der die ehemalige mediane Begrenzungskante des Exhalationskanales vor seinem Ende trifft, mit dieser eine neue, engere Begrenzung des Exhalationskanals in dessen Endteil bewirkt (s. Abb. 19). Das Ergebnis ist, daß die Exhalationsöffnung verengt und auf die Lateralseite des Mundfeldes verlegt ist. Innerhalb des „V", also außerhalb des Exhalationskanals, liegen die Flagellen der Exopodite. Einige Vergleichsuntersuchungen erbrachten, daß diese seitliche Begrenzung des Exhalationskanals keineswegs nur eine Besonderheit der Gattung *Cardisoma* darstellt. Sie kommt in ähnlicher Weise auch bei allen Gecarciniden vor (wobei Abwandlungen auftreten können, s.u.), ferner bei *Eriocheir*,

Pachygrapsus, *Hemigrapsus*. Bei dieser Verengung der Exhalationsöffnung scheint es auf eine Düsenwirkung anzukommen, die das verbrauchte Atemwasser mit gleichem Kraftaufwand des Strömungserzeugers (Scaphognathit) weiter vom Tier wegbläst. Bei Landkrabben könnte der Vorteil hinzukommen, daß das ausgeatmete Gas nicht über weichhäutige Strukturen der Mundwerkzeuge und der Oberlippe streichen und die Verdunstung fördern kann. Bei den Gattungen *Cardisoma* und *Discoplax* entspricht der Endopodit der oben beschriebenen Form. Kleine Abweichungen sind als artspezifisch anzusehen, ebenso die geringfügig abändernde Form der oberen Lade. Prinzipiell ist der Endopodit bei *Epigrapsus* auch ebenso aufgebaut, sein Ende ist jedoch etwas mehr tordiert, so daß die Abschlußkante des Exhalationskanals noch mehr nach ventral zeigt. Auch ist hier der Exopodit breiter und sein Flagellum noch kleiner als das des zweiten Maxillipeden (Versuch einer Erklärung s. dort).

Bei *Gecarcinus*, *Gecarcoidea* und *Johngarthia* ist der Exhalationskanal ebenfalls seitlich verlagert, so daß der erste Maxilliped prinzipiell auch so gebaut ist wie bei den eben besprochenen Gattungen. Mit dem Fehlen des Flagellums des Exopoditen wird allerdings der zweite Zipfel des Endopoditen überflüssig und abgebaut.

4.3.6. Die zweiten Maxillipeden.
(Abb. 37-40).

Der Aufbau dieses Kieferfußes ist bei den Brachyuren recht einheitlich, obwohl natürlich auch geringfügige Unterschiede auftreten können (BALSS 1940: 140). Grundsätzlich ist der Endopodit lang und weist alle üblichen Beinglieder auf, wobei die Basis mit dem Ischium verschmolzen ist. Endite sind nicht ausgebildet. Der einheitliche Bau erklärt sich aus den funktionellen Gegebenheiten. Wie bereits erwähnt, dienen die Dornen des Dactylus zum Zerkleinern der Nahrung. Die dazu nötige Schwingachse quer zur Nahrung liegt im Merus-Carpus-Gelenk, so daß die folgenden drei Glieder gemeinsam auf und ab schwingen, da die zwischen ihnen liegenden Gelenke nur geringe Bewegungen quer zur Schwingachse zulassen, was offensichtlich zur Feineinstellung der „Säge" dient. Aus diesen Zusammenhängen folgt, daß die kräftigste Muskulatur die die Sägebewegung ausführende Carpus-Muskulatur sein muß. Tatsächlich ist auch stets der diese Muskulatur beherbergende Merus das längste Glied. Abwandlungen im Aufbau des Endopoditen können insbesondere das Längenverhältnis des Merus zu den drei letzten Gliedern betreffen, da sich damit die Schwingebene des Dactylus-Endes ändert. Dies ist als Anpassung an die spezielle Nahrung sehr sinnvoll. Unterschiede dieser Art finden sich etwa, wenn man *Carcinus maenas* oder *Cancer pagurus* mit Gecarciniden vergleicht (eigene unveröffentliche Untersuchungen).

Bei den Gecarcinidae ist der Aufbau der Endopoditen sehr einheitlich, innerhalb der Gattungen *Cardisoma*, *Discoplax* und *Epigrapsus* völlig identisch. Dasselbe gilt für alle Arten der Gattungen *Gecarcinus*, *Johngarthia* und *Gecarcoidea*. Geringfügige Unterschiede zwischen den drei erstgenannten Gattungen betreffen insbesondere die relative Höhe des Propodus und bilden wahrscheinlich Anpassungen an etwas verschiedene Nahrung.

Auch der Exopodit ist bei den Gecarcinidae, wie auch bei anderen Brachyuren, recht einheitlich gebaut. Die in die Mundfeld-Seitenkante greifende Längsdelle ist stets vorhanden. Das Flagellum fehlt bei *Gecarcinus*, *Johngarthia* und *Gecarcoidea* und ist bei *Epigrapsus* weniger kräftig als bei *Cardisoma* und *Discoplax*. Zumindest für *Cardisoma* ist bekannt, daß sie Nahrung bisweilen auch unter Wasser aufnimmt, während die sehr viel terrestrischeren Vertreter der erstgenannten Gattungen nie zum Fressen ins Wasser gehen, so daß ein Wegwirbeln von Nahrungsbrocken entfällt. Bei *Epigrapsus*, über dessen Biologie nichts bekannt ist, scheint dies auch nicht intensiv nötig zu sein, zumal die Ausbildung der Flagella der drei Maxillipedenpaare verschieden ist. Möglich wäre auch, daß die verkürzten Flagella der ersten und zweiten Maxillipeden nur noch direkte Reinigungsfunktion haben. Zur Klärung dieser Frage müßten allerdings noch mehr Daten über die Biologie der Art verfügbar sein.

Weitere Differenzen im Aufbau der Exopoditen betreffen seine größere Breite bei *Epigrapsus* und den dichten Besatz mit den in Kapitel 4.5. zu beschreibenden Keulenhaaren bei *Gecarcinus*, *Johngarthia* und *Gecarcoidea* (s. dort).

4.3.7. Die dritten Maxillipeden.
(Abb. 41-53).

Die dritten Maxillipeden der Brachyuren sind sehr charakteristisch gebaut. Ihre Gliederung ist einheitlich: Coxa, Basis-Ischium, Merus, Carpus, Propodus, Dactylus. Das zweite und dritte Glied sind breitplattenförmig, während die drei folgenden wesentlich kleiner sind, als sogenannter „Palpus" am Merus gelenken und den Zwischenraum zwischen den Meri beider Körperseiten ausfüllen. An der Coxa und dem Basis-Teil des Basis-Ischiums gelenkt der Exopodit (BALSS 1940: 144-146). Über die Funktion des dritten Maxillipeden beim Freßvorgang wurde bereits im einführenden Teil ausgesagt. Auch wurde dort dargestellt, wie sie an der Bildung einer äußeren Exhalationsöffnung beteiligt sind. Diese wird ursprünglich ventral durch den vorderen Außenrand des Merus begrenzt. Der Carpus gelenkt in der Innenecke des Merus, so daß der „Palpus" den Zwischenraum zwischen den dritten Maxillipeden ausfüllt. Diese Situation ist bei den Brachyuren nicht einheitlich. Bereits H. MILNE-EDWARDS (1837: 5) bemerkt, daß bei seiner Familie „Catometopes" der Carpus nicht an der Innenseite des Merus gelenkt, sondern in der Mitte des Vorderrandes oder sogar an der Außenecke. Da er aus anderen Gründen auch die Triben „Thelphusiens" und „Gonoplaciens" in diese Familie einschließt, also Formen, die diese Insertion nicht aufweisen, erscheint ihm das Merkmal nicht so fundamental. Die Insertionsstelle des Carpus am Merus ist dann erstmals von BORRADAILE (1907a: 481-482) als diagnostisches Merkmal zur Unterscheidung der cyclo- und catometopen Krabben benutzt worden. Der Umfang, den dieser Autor den Familien gegeben hat, ist bis in jüngste Zeit gültig geblieben, so daß die beiden übrigen fundamentalen Schlüssel zur Unterscheidung der Krabbenfamilien

von RATHBUN (1930: 8-10) und BALSS (1957: 1632-1634) auch dieses Merkmal der dritten Maxillipeden benutzen, um die beiden Familiengruppen zu trennen.

Bei dieser Abwandlung verschiebt sich natürlich nicht die Insertionsstelle des Carpus am Merus, sondern der Medianrand wird auf Kosten des Lateralrandes vergrößert, was leicht durch andersartige Wachstumsvorgänge erfolgen kann, da die Maxillipeden bei der Zoëa noch pediform sind. Mit der scheinbaren Verschiebung der Insertionsstelle nach außen gehen einige weitere Veränderungen einher, die bisher nicht im Zusammenhang gesehen worden sind:

a. Durch Zurückverlegung der Insertionsstelle des Carpus wird der gesamte Palpus, welcher in seiner Länge unverändert bleibt, aus dem Raum zwischen den beiden verbreiterten Gliedern, den er vorher ausfüllte, zurückgezogen, womit eine bereits vorher durch schräge Stellung des Basis-Ischiums und des Merus zueinander vorgebildete rhomboidale Lücke freigegeben wird. Das Vorhandensein einer solchen Lücke ist charakteristisch für viele Grapsoiden, wobei sie auch sekundär weiter vergrößert sein kann. Die am schwächsten ausgebildete Lücke innerhalb der Grapsidae haben die Varuninae. Bei diesen Tieren inseriert der Palpus nicht an der Außenecke, sondern in der Mitte des Vorderrandes des Merus. Bei in dieser Hinsicht offensichtlich apomorphen Formen inseriert der Palpus an der Außenecke und die Lücke zwischen den dritten Maxillipeden ist durch zusätzliche Verengung der Glieder sekundär vergrößert. Die Größe der Lücke ist auch bisher zur Trennung der Grapsiden-Unterfamilien als diagnostisches Merkmal verwendet worden, so daß ihre Diversität bekannt war. So werden die Varuninae klassischerweise unter anderem dadurch charakterisiert, daß ihre dritten Maxillipeden

wenig oder kaum klaffen. Eine Nachuntersuchung verschiedener Gattungen erbrachte eine recht große Diversität in der Insertionsstelle des Palpus und der Größe der Lücke, so daß die Zusammenhänge einer genaueren Untersuchung bedürfen, bevor summarische Angaben gemacht werden können. Gemeinsam ist allen untersuchten Gattungen (*Euchirograpsus*, *Pseudograpsus*, *Hemigrapsus*, *Brachynotus*, *Varuna*, *Eriocheir*), daß der Palpus nie an der Außenecke, sondern immer in der Nähe der Mitte des Vorderrandes inseriert. Eine Vergleichsuntersuchung bei anderen Unterfamilien zeigte, daß bei den von mir untersuchten Gattungen der Grapsinae (*Grapsus*, *Pachygrapsus*, *Goniopsis*, *Metopograpsus*, *Planes*, *Geograpsus*) der Palpus stets an der Außenecke inseriert und die Lücke zwischen den äußeren Maxillipeden sehr groß ist, so daß diese in dieser Hinsicht apomorph sind.

Die funktionelle Bedeutung des Auseinanderrükkens der Maxillipeden ist darin zu sehen, daß der nunmehr exponierten Mandibel die Nahrung direkt zugeführt werden kann, ohne daß die dritten Maxillipeden abgeklappt werden müssen und diese damit als Deckel des Exhalationskanals erhalten bleiben können. Sie können dadurch aber auch nicht mehr Nahrung zwischen sich einklemmen, wenn diese nicht sehr groß ist und helfen somit auch nicht mehr bei ihrer Zerkleinerung.

b. Der Carpus kommt bei den Formen, bei denen er an der Außenecke des Merus gelenkt, quer vor seinem Vorderrand zu liegen und bildet damit die eigentliche ventrale Endabgrenzung der Exhalationsöffnung. Er ist in seiner Form und Länge stets dieser Aufgabe angepaßt. Bei den Varuninae etwa, bei denen der Palpus etwa in der Mitte des Vorderrandes des Merus inseriert, bildet der lateral von der Insertionsstelle gelegene Teil des Merus den ventralen

Abschluß der Exhalationsöffnung, so daß hier die in der Einleitung beschriebene plesiomorphe Situation vorliegt (eigene unveröffentlichte Untersuchungen an den oben aufgeführten Gattungen).

Aus diesen funktionellen Ausführungen wird deutlich, daß die Verlagerung der Insertionsstelle des Palpus ein Vorgang ist, der größere Veränderungen impliziert und daß eine Insertion an der Außenecke in jeder Hinsicht der apomorphe Zustand sein muß.

Bei den Gecarcinidae klaffen die dritten Maxillipeden stark, so daß sie eine große rhomboidale Lücke aufweisen. Sie sind bei *Epigrapsus* noch am ursprünglichsten gebildet. Der Palpus gelenkt zwar an der Außenecke des Merus, diese Ecke kommt aber durch Schrägstellung des Merus nicht an die Ecke des Mundfeldes, sondern weiter nach innen zu liegen. Damit wird die äußere Exhalationsöffnung ventral teilweise durch den Außenrand des Merus, teilweise aber durch den proximalen Teil des Carpus begrenzt. Wir haben hier somit einen Übergangszustand zwischen den oben als apo- und plesiomorph beschriebenen Zuständen vorliegen, der übrigens bei einigen Varuninen-Gattungen (*Hemigrapsus*. - eigene unveröffentlichte Untersuchungen) schon angedeutet sein kann. Eine weitere Besonderheit der dritten Maxillipeden von *Epigrapsus* ist die weitgehende Reduktion des Flagellums des Exopoditen (Abb. 43).

Bei *Cardisoma* und *Discoplax* sind die dritten Maxillipeden einheitlich gebaut (Abb. 41-42). Die Insertionsstelle des Carpus am Merus ist ebenso wie bei *Epigrapsus*, kommt aber wegen der fehlenden Knickung des Merus am Außenrand auch in die Außenecke des Mundfeldes zu liegen. Die weiter oben als apomorph beschriebenen Zustände treffen hier also zu. Eine Besonderheit ist die sichelförmige Krümmung des Dactylus, der an seiner Lateralseite, also im konkaven Teil der Sichel, steife Borsten aufweist. Die funktionelle Bedeutung dieser Bildung wurde

bei Beobachtung von lebend gehaltenen *Cardisoma guanhumi* deutlich: die Tiere putzen mit dem Palpus die Augenstiele und Augen, indem sie die konkave Seite des Dactylus über die Augen ziehen (s. auch FIMPEL 1975: 209, der den Palpus fälschlich als „Maxille" bezeichnet). Der Exopodit hat eine wohlausgebildete Geißel.

Bei *Gecarcinus*, *Johngarthia* und *Gecarcoidea* sind die dritten Maxillipeden noch weiter abgewandelt, indem sie über das Mundfeld hinausragen. Ihr Exopodit ist von ventral nicht mehr sichtbar, sondern hinter dem Endopoditen versteckt und ihm fehlt das Flagellum. Auch der Palpus wird bei *Gecarcinus* stets und bei *Johngarthia* bei manchen Arten völlig vom Merus verdeckt (Abb. 44); bei *Gecarcoidea* bleibt er ventral völlig sichtbar (Abb. 53). Diese Ausbildung läßt sich leicht von den ursprünglichen Zuständen ableiten. Da sich die Insertionsstelle des Exopoditen nicht ändert, zeigt sie an, wo der ursprüngliche Außenrand des Kieferfußes zu suchen ist. Dieser ist auch in Form einer Kante erhalten, die von der Basis des Exopoditen beginnend bis zur Ansatzstelle des Palpus, der ursprünglichen Außenecke, führt. Diese Kante schließt genau an die Mundfeldkante an und dichtet, wie üblich, zusammen mit dem Exopoditen das Mundfeld ab (Abb. 44-45). Die weiter nach lateral hinüberreichenden Teile des Ischiums und des Merus sind somit Neubildungen, die als Auswüchse des ehemaligen Seitenrandes entstanden sind. Sie überdachen einen Kanal, der sich zwischen ihnen, der Seitenrandkante des Mundfeldes und dem Pterygostom bildet und in den vom letzteren sowie vom Epistom aus keulenförmige weiche und dichte Haare ragen. Dieser Kanal dient sehr wahrscheinlich der Wasseraufnahme. Diese ist nötig, da der Wasserverlust durch Verdunstung groß ist (EDNEY 1960). Tatsächlich hat FIMPEL (1975: 201) beobachtet, daß *Johngarthia lagostoma* Wasser „trinkt". „Diese Wasseraufnahme erfolgt durch langsames, fast zeitlupenartig erscheinendes Hinführen der Wassertröpfchen zum Mund mit Hilfe

der kleinen, schaufelartigen Vertiefung der Scherenspitze fast eine Stunde lang. Dabei wird auch die Wassermenge im Branchialraum ergänzt." Die keulenförmigen Haare eignen sich sehr gut zur kapillaren Aufnahme des Wassers und der beschriebene Kanal endet an der Basis des dritten Maxillipeden, also in der Nähe der Inhalationsöffnung. Zwar ist solches „Trinken" sonst bei keiner anderen Art beobachtet worden, es liegen aber auch keine intensiven Freilanduntersuchungen vor, so daß die fehlende Beobachtung nichts aussagt.

Der Palpus ist stark verkürzt und so angeordnet, daß sein erstes Glied (Carpus) quer zur Achse der Mittelkante (ehemaliger Außenrand) des Merus zu liegen kommt; die übrigen Glieder sind kürzer und der Dactylus schließt genau mit dem medianen Rand des Merus ab. Der Palpus hat somit die Lage, die bei einer hochentwickelten Krabbe zu erwarten ist. Er gelenkt an der „ehemaligen Außenecke" und bildet den ventralen Abschluß der äußeren Exhalationsöffnung, die er durch seine Borsten verkleinert. Bei allen erwähnten Gattungen wird allerdings die äußere Exhalationsöffnung noch weiter vorverlagert, indem auch der Merusvorderrrand nach vorn auswächst und den Palpus mehr oder weniger überragt. Die einfachsten Verhältnisse in dieser Hinsicht zeigt *Gecarcoidea*, bei der nur der mediane Teil des Vorderrandes des Merus vorgewachsen ist, der gerade den Dactylus verdeckt, womit der von ventral her sichtbare Palpus eine Barriere vor der Exhalationsöffnung schafft und diese verengt. Bei *Johngarthia* und *Gecarcinus* geht die beschriebene Entwicklung weiter, indem der Vorderrand des Merus weiter vorwächst und damit den Palpus noch weiter verdeckt. Die Außenkontur und Ausdehnung des Merus nach vorn sind artspezifisch unterschiedlich (s. Abb. 47-53). Sie kann sowohl bei *Gecarcinus* als auch *Johngarthia* bis fast zur Stirn reichen und die Antennulen verdecken (vgl. Abb. 48, 50). Dabei ist der Exhalationsteil auf der Innenfläche

stets durch zwei Kanten gegenüber dem Rest abgegrenzt. Die parallele Entwicklung steht offensichtlich mit wachsender Terrestrizität im Zusammenhang. Vielleicht wird die Atemluft auf dem verlängerten Weg auf der Körperunterseite abgekühlt, so daß, analog zur Nase höherer Wirbeltiere, Feuchtigkeit durch Kondensation zurückgewonnen werden kann (vgl. SCHMIDT-NIELSEN 1975: 5-24), doch liegen hierzu keine Untersuchungen vor. Dafür spricht lediglich die Tatsache, daß alle „länger-schnauzigen" Tiere trockenere Gebiete bewohnen als die an feuchte Urwälder gebundene *Gecarcoidea* (BRIGHT & HOGUE 1972: 16. - "Habitat: typically within the jungle:").

4.3.8. Systematischer Wert der Mundwerkzeuge.

Wie bei der Besprechung der Funktion der Mundwerkzeuge bei der Nahrungsaufnahme und der Bildung des Respirationskanals deutlich wird, ist die Diversität dieser Organe zunächst durch die Diversität und Art der aufgenommenen Nahrung bedingt. Da die Art der Nahrung natürlich keine unmittelbar phylogenetische Signifikanz hat, muß man bei Verwendung der Mundwerkzeuge als systematische Merkmale sehr vorsichtig und zurückhaltend sein. Dies wird eindrücklich durch die Tatsache belegt, daß die sägenden und abdeckenden Teile der Mundwerkzeuge eine geringe Diversität zeigen, wenn man, wie hier geschehen, die große Tier- und Pflanzennahrung aufnehmenden Gecarciniden mit sich ähnlich ernährenden ursprünglicheren Gattungen wie etwa *Carcinus* und *Cancer* vergleicht. Die Unterschiede werden schon viel größer, wenn man den Kleinalgen-Aufwuchs abweidenden *Grapsus* oder die Kleinpartikel fressenden Winkerkrabben (vgl. CRANE 1975) zum Vergleich heranzieht. Es leuchtet unmittelbar ein, daß die Ähnlickeiten zwischen Gecarciniden und etwa *Carcinus* nicht Zeichen einer Verwandtschaft dieser Gruppen sein können und man dann etwa *Grapsus* als verwandtschaftlich weiter entfernt ansehen müßte. Das schließt natürlich nicht aus, daß spezielle Ernährungsweisen mit angepaßten Mundwerkzeugen zur Charkaterisierung von Gruppen herangezogen werden können, doch scheidet dieses Verfahren wegen der plesiomorphen Situation der Gecarciniden für diese Arbeit aus.

Bei der Bildung des Atemkanals sind klare Apomorphien feststellbar, etwa die Lokalisierung der inneren Exhalationsöffnung auf der lateralen Seite des Mundfeldes und die Verlagerung der Insertionsstelle des Carpus des dritten Maxillipeden. Diese Apomorphien sind aber nicht notwendigerweise Synapomorphien, sondern entsprechen offensichtlich einer Effektivierung des Nahrungsaufnahme- und Atmungsapparates, die in ver-

schiedenen Stammeslinien zu erwarten ist, zumal die Ausgangssituation ähnlich ist. Etwas anders scheint es bei der besonderen Ausbildung der dritten Maxillipeden bei *Gecarcinus*, *Johngarthia* und *Gecarcoidea* zu sein, die einmalig bei den Krabben ist. Da es sich aber um die terrestrischsten Krabben handelt, die bekannt sind und die Sonderbildungen sich zwanglos als Anpassungen an das Landleben interpretieren lassen (s.o.), wären solche prinzipiell auch zu erwarten, wenn es ähnlich terrestrische Brachyuren aus anderen Verwandtschaftsgruppen gäbe. Streng theoretisch gesehen, wäre diese Sonderbildung also nicht unbedingt als Synapomorphie deutbar.

4.4. Die Pereiopoden.

(Abb. 54-55).

Die Brachyuren besitzen, wie alle Decapoden, fünf Paar Pereiopoden, von denen das erste zu Chelipeden umgewandelt ist. Tendenzen zur Verringerung der Beinzahl sind in verschiedenen Familien vorhanden, aber nur die Hexapodidae haben nur noch vier Pereiopodenpaare. Die damit verknüpften morphologischen Abwandlungen im Körperstamm hat GUINOT (1979: 114-118) eingehend diskutiert.

Die ursprüngliche Gliederung auch der Pereiopoden in neun Abschnitte ist bei den Brachyuren nirgends mehr realisiert, vielmehr besteht eine Tendenz zur Verwachsung von Gliedern miteinander, so daß die Gelenke auf die nötige Anzahl beschränkt werden. So sind bei allen Brachyuren die Basis und das Ischium miteinander verwachsen, wobei auf dem Basis-Ischium verschiedene Linien vorhanden sind, von denen nur eine rings um das Glied herumgeht. Diese ist die Autotomie-Linie, die kontrovers gedeutet wurde. GUINOT (1968: 151-153) hat zuletzt die drei möglichen Hypothesen über die Identität der Autotomie-Linie dargestellt. Diese wird bei den Krabben klassischerweise als Grenze zwischen Basis und Ischium gedeutet, wobei allerdings auch Lagen vor bzw. hinter dieser Grenze diskutiert wurden. WOOD & WOOD (1932) haben gezeigt, daß bei Dekapoden, bei denen das Basis-Ischium-Gelenk noch als solches fungiert, die Autotomie-Linie vor der Grenze zwischen beiden Gliedern liegt (Natantia, Astacura). Solche Formen haben auch noch einen Musculus reductor ischii, der bei einer Verschmelzung von Basis und Ischium naturgemäß abgebaut wird. Die Lage der Autotomie-Linie in einer funktionalen Gelenkebene ist ohnehin aus verschiedenen Gründen nicht vorstellbar. Zum einen greift die Muskulatur eines Gliedes proximal an diesem an und müßte bei Autotomie getrennt werden, wäre die Autotomie-Linie mit der

Gelenkebene identisch; zum anderen ist, um große Hämolymphe-Verluste zu vermeiden, von der Autotomie-Linie aus ein apodemartiges Diaphragma in das Glied eingezogen, das nur eine zentrale Öffnung für ein Blutgefäß und einen Nerven aufweist, die sich nach der Autotomie schließt. Ein solches Diaphragma ist ebenfalls in einer Gelenkebene unvorstellbar, während bei einem ruhiggestellten Gelenk die Gelenkhaut zu seiner Bildung verwendet werden könnte. Ein solches ruhiggestelltes Gelenk ist das zwischen Praeischium und Ischium, das bei vielen nicht zu den Dekapoden gehörenden Crustaceen funktionsfähig ist*). So hat auch HANSEN (1925) in seiner grundlegenden Studie über die Morphologie der Crustaceen die Autotomie-Linie der Nephropiden (ohne allerdings auf diese Funktion einzugehen) als die Grenze zwischen Praeischium und Ischium gedeutet, was aber von späteren Autoren nicht mehr beachtet wurde. Auch GUINOT (1968: 153) erwähnt diese Deutung ohne weitere Konsequenzen. Sie ist tatsächlich die beste Erklärung für die Entstehung der Autotomie-Linie.

Setzt man die Abstammung der Krabben von Formen voraus, bei denen Basis und Ischium noch getrennt waren (eine andere Möglichkeit gibt es auch nicht), muß folgen, daß auch bei ihnen die Autotomie-Linie der ursprünglichen Grenze zwischen Praeischium und Ischium entspricht und somit stets vor dem Basis-Ischium-Gelenk liegt.

---

*) Der bei HANSEN (1925) angegebenen Tatsache des Vorhandenseins eines beweglichen, vom Ischium abgegliederten Praeischiums bei *Alpheus* ist mit Reserve zu begegnen, da die Anatomie der Muskulatur in diesem Fall nicht untersucht wurde (die Beweglichkeit des Gliedes kann ich bestätigen). Es ist sogar eher unwahrscheinlich, daß ausgerechnet bei *Alpheus* diese Gliederung erhalten sein soll, während sie allen übrigen Dekapoden verloren ging. Vermutlich handelt es sich bei der Beweglichkeit um eine sekundäre Erscheinung, was erst nach einer Studie der Muskulatur gesagt werden kann. Im ursprünglichen Zustand ist ein Muskel zu fordern, der das Ischium gegen das Praeischium bewegt.

Dagegen sprechen nur scheinbar Untersuchungen von HIATT (1948) an *Pachygrapsus crassipes* und von WOOD & WOOD (1932) an *Hippa*, die auch von GUINOT (1968) angeführt werden und die angeblich belegen sollen, daß die Autotomie-Linie hinter der Grenze zwischen Basis und Ischium liegt. Hierzu ist zu bemerken, daß es tatsächlich keine Methode gibt, zu erkennen, wo die Basis-Ischium-Grenze gelegen hat, da der Reductor ischii bei der Verschmelzung der beiden Beinglieder reduziert wurde. Die Aussagen vorgenannter Autoren laufen somit darauf hinaus, daß vor der Autotomie-Linie noch eine Naht auf dem Basis-Ischium vorhanden ist, die man für die genannte Grenze halten könnte. Auch ist kein Grund zu sehen, weshalb eine solche Naht erhalten bleiben sollte, nachdem die beiden Glieder verschmolzen sind. Die außer der Autotomie-Linie vorhandenen Nähte auf dem Basis-Ischium sind von DRACH (1939: 366-367) als lokale Dekalzifikationszonen gedeutet worden, die vor der Häutung selektiv aufweichen, um die distal dickeren Glieder aus dem alten Panzer herausziehen zu können, was besonders bei den Scherenfüßen evident ist. Damit wird deutlich, daß die Nähte auf dem Basis-Ischium nicht notwendigerweise einer Grenze zwischen Gliedern entsprechen müssen, sondern auch Neubildungen sein können. Aus diesen Überlegungen folgt, daß es legitim ist, auch bei Krabben die Autotomie-Linie mit der Grenze Praeischium-Ischium zu identifizieren.

Eine weitere Besonderheit in der Gliederung der Scherenfüße mancher Krabben hat GUINOT (1968: 154-155) aufgezeigt. Sie hat auf die Tendenz zur Verschmelzung des Basis-Ischiums mit dem Merus in verschiedenen Stammeslinien hingewiesen. Dies gilt etwa für einige Cancriden, Oxystomata und Xanthoiden. Es handelt sich hierbei um eine offensichtlich parallele Entwicklung, die bis zu einem völlig einheitlichen Basis-Ischium-Merus führen kann (z.B. *Cycloes*. - s. GUINOT 1968: 162, Abb. 13).

Die Aussteifung auch dieser Linie zwischen Ischium und Merus ist bei vielen Brachyuren bereits durch ein geringeres Spiel dieses Gelenkes nicht nur an den Chelipeden, sondern auch an den folgenden vier Pereiopodenpaaren angelegt, was ein Zeichen dafür ist, daß dieses Gelenk lediglich der Feineinstellung dient und nicht zu den Haupt-Bewegungsgelenken gehört. Konsequenterweise ist es auch bei den zweiten bis fünften Pereiopoden stets erhalten, während es bei der Schere abgebaut sein kann. Bei diesem Bein kommt es auch nicht auf ein Balancieren des Körpers an.

Die Funktion der Gelenke und ihrer Artikulationsebenen sowie die relative Länge der einzelnen Glieder zueinander wird als Teil der Bewegungsmechanik in Abschnitt 4.6. diskutiert, woraus auch hervorgeht, daß wesentliche Abwandlungen nicht zulässig sind.

Bei den Gecarcinidae ist die Gliederung im Grundbereich der Pereiopoden einheitlich. Stets ist auch beim Chelipeden der Merus gegenüber dem Basis-Ischium frei beweglich, obwohl die Beweglichkeit recht eingeschränkt ist, so daß sie nur der Feineinstellung des Gliedes dient. Weiterhin ist die Autotomie-Linie die einzige durchgehende Sutur des Basis-Ischiums. Die davor bzw. dahinter liegenden Linien dagegen sind stets unterbrochen und haben auch immer Komponenten, die in der Längachse des Gliedes verlaufen, also quer zu ihrer Hauptrichtung. Dies gilt besonders für eine Sutur, die vor der Autotomie-Linie liegt und wegen ihrer Deutlichkeit als Grenze zwischen Basis und Ischium gedeutet werden könnte. Diese Deutung wäre aber bereits von der Morphologie her nicht durchzuhalten, da die Sutur nicht durchgehend ist. Sie ist auf der Ventralseite des Gliedes auffällig unterbrochen und gewinnt im dorsalen Teil der Hinterfläche Kontakt zur Autotomie-Linie. Zur Mitte der Hinterfläche hin verläßt sie wieder die Autotomie-Linie, um sich an der Unterseite mit deren vorderem Ab-

schnitt zu treffen, in den sie aber nicht übergeht (Unterbrechung s.o.). Desgleichen befinden sich hinter der Autotomie-Linie mehrere Nähte, die ihr parallel laufen, die aber auf der Vorder- wie Hinterfläche je zwei Verbindungen zum Proximalrand des Gliedes aufweisen. Dies ist bei allen Pereiopoden ähnlich, wobei allerdings die Verhältnisse am Scherenfuß daurch komplizierter werden, daß auf der Oberfläche des Basis-Ischiums eine Längssutur auftritt und eine Reihe von Furchen proximal gerundete Skleritstücke abgrenzen. Wichtig ist, zu bemerken, daß auch die Coxa eine ihrem Distalrand parallele Sutur aufweist, welche auf ihrem Vorder- und Hinterrand durch Querelemente mit dem Distalrand verbunden ist.

Die Unvollständigkeit dieser übrigen Suturen macht es sehr unwahrscheinlich, daß es sich um ehemalige Grenzen von Beingliedern handelt. Vielmehr ist anzunehmen, daß es sich um Linien handelt, längs derer vor der Häutung eine selektive Dekalzifikation einsetzt, wie sie DRACH (1939) für *Cancer* beschrieben hat. Erst dadurch wird es den Tieren möglich, die terminal dickeren Gliedmaßen durch die basal dünneren Glieder zu ziehen, wobei die Dekalzifikationszonen verformbar sind und so ihren funktionellen Zweck erfüllen. Die Möglichkeit, daß es sich bei ihnen um Neubildungen handelt, wird durch die ebenso gestaltete Dekalzifikationsnaht auf der Coxa vorgeführt, die sicher eine Neubildung ist.

Die spezielle Gestalt der Beine und ihre Bewehrung kann artspezifisch verschieden sein. Hier sei auf die Beschreibungen des speziellen Teils hingewiesen.

4.5. Das Stammskelett des Kopfes.
(Abb. 56-57).

H. MILNE-EDWARDS (1834) war der erste Autor, der die ventralen Skeletteile vor den Mandibeln sinnvoll gedeutet hat, indem er sie als Teile in den Bauplan der dekapoden Crustaceen einzugliedern versuchte. Nach z.T. tiefgreifenden Begriffsverwirrungen in der Folgezeit hat zuletzt BALSS (1940: 65-75) das Stammskelett des Kopfes eingehend behandelt.

Grundsätzlich lassen sich ursprünglich Sterna und Episterna der folgenden Kopfgliedmaßen unterscheiden:

- Antennularsegment: Das zugehörige Sternalelement heißt Proepistom. Es ist mit der Stirn verwachsen, indem es mit dieser zwischen den Antennulargruben Kontakt aufnimmt (sein vorderer Teil wird daher auch Interantennularseptum genannt). Seine lateralen Flügel begrenzen die Antennulargruben caudal und treffen schließlich auf den Medianrand des Antennen-Basisgliedes.
- Antennensegment: Das zugehörige Sternalelement heißt Epistom. Seine Seitenteile nehmen Kontakt zum Caudalrand des Coxalgliedes der Antenna auf und treffen auch seitlich mit einem Auswuchs des Pterygostoms zusammen, mit dem sie verwachsen. Auf dem Epistom befindet sich eine Querleiste, die das Mundfeld frontal begrenzt und als Vorderrandkante des Mundfeldes bezeichnet wird. Der hinter dieser Kante liegende Teil des Epistoms bildet das Dach des Mundfeldes und wird auch Endostom oder Gaumen genannt. Es kann Kanten, die sogenannten Gaumenleisten, tragen, die die Exhalationskanäle nach median zu begrenzen. Diese Gaumenleisten können bisweilen die Vorderkante des Mundfeldes erreichen.
- Mandibelsegment: Das zugehörige Sternalelement liegt unmittelbar vor der Mundöffnung am Hinterrand des Gaumens.

Die soeben beschriebene Konfiguration der Skelettelemente ist bei allen Brachyuren prinzipiell gleich. Unterschiede betreffen hauptsächlich den Grad der Verwachsung der hintereinander liegenden Elemente, der bei höher entwickelten Krabben stärker ist, so daß man bisweilen Schwierigkeiten hat, die Teile voneinander abzugrenzen. Diese Aussteifung ist leicht verständlich, da am Epistom Muskeln der Augenstiele und die Musculi dilatatores posteriores oesophagi inserieren. Je biegsamer das System ist, um so mehr Kraft geht für sinnlose Verformungen verloren, so daß eine Aussteifung im Laufe der Phylogenese zu erwarten ist. Sie läßt somit aber auch keine Aussagen über Verwandtschaftsbeziehungen zu.

Innerhalb der Gecarcinidae entspricht das Stammskelett des Kopfes bei *Epigrapsus*, *Cardisoma* und *Discoplax* durchaus dem angegebenen Schema (Abb. 57). Wie aus Abb. 15-17 hervorgeht, sind vorhandene Unterschiede wie die Form des Vorderteils des Proepistoms (Interantennularseptum) und die Lage des Vorderrandes des Mundfeldes als Detailfragen anzusehen.

Anders sind die Verhältnisse bei *Gecarcinus*, *Johngarthia* und *Gecarcoidea* (Abb. 56). Hier besteht eine Tendenz, das Mundfeld nach vorn zu verlängern, indem die Vorderrandkante reduziert wird und das Mundfeld damit im Extremfall bis zu den Antennulae reicht. Diese Entwicklung geht einher mit der Verlängerung der Meri der dritten Maxillipeden, die das verlängerte Mundfeld nach unten abschließen. Dies bedeutet eine Verlängerung des Exhalationskanals, dessen mögliche Bedeutung im Abschnitt 4.3.7., der die dritten Maxillipeden behandelt, diskutiert wird. Interessant ist, daß die Vertreter der genannten Gattungen nicht alle auf dem gleichen Entwicklungsstand sind. Die ursprünglichsten Verhältnisse zeigt *Gecarcoidea*, deren Mundfeld noch eine schwache Vorderrandkante aufweist. Entsprechend sind auch die dritten Maxillipeden kurz

(s. Abschnitt 4.3.7.) und bedecken nur das Epistom bis zur schwachen Mundfeld-Vorderrandkante. Der davorgelegene Abschnitt bis zur Proepistom-Grenze ist vergleichsweise kurz. Die beiden übrigen Gattungen sind in dieser Hinsicht höher entwickelt, wobei sowohl bei *Gecarcinus* als auch bei *Johngarthia* eine offenbar parallele Entwicklung stattgefunden hat, die zu Formen mit sehr langen Epistomen und dritten Maxillipeden, die sogar die Antennulae überdecken, führte. Hierbei handelt es sich um *Gecarcinus ruricola* und *Johngarthia lagostoma*, beides Arten, die sehr terrestrisch sind. Bei den übrigen Arten beider Gattungen sind das Epistom und die dritten Maxillipeden kürzer, aber stets länger als bei *Gecarcoidea*. Ebenso ist bei allen *Gecarcinus*- und *Johngarthia*-Arten die Mundfeld-Vorderrandkante abgebaut. Die Verlängerung des Epistoms geschieht, indem das Proepistom sich immer mehr unter die Stirn schiebt. Das Wachstum findet also nach vorn hin statt, was auch die einzige Möglichkeit ist, da bei einer Verschiebung des Mandibelsegments nach hinten auch das gesamte vordere Endophragmalsystem umgebaut werden müßte. Offensichtlich handelt es sich also um eine Entwicklung, die autonom ablaufen kann und keine Umkonstruktionen des Körpers erfordert.

4.6. Das Sternum und das Endophragmalsystem des Thorax.

4.6.1. Einführende Übersicht.

Der Thorax der dekapoden Crustaceen ist mit dem Kopf zu einem Cephalothorax verschmolzen, wobei allerdings die Verwachsung der einzelnen Thoraxsternite miteinander verschieden stark ist (vgl. BALSS 1940: 75 ff.). So sind etwa bei den ursprünglichen Penaeiden die Sternalelemente nicht miteinander verschmolzen, sondern durch Membranen voneinander getrennt (LIST 1895: 80), wobei die für die laufende Bewegung erforderliche Steifheit des die Pereiopoden tragenden Thorax offensichtlich durch Muskelkraft erreicht wird, indem die die Epimeralwände mit dem Carapax verbindenen Musculi attractores epimerales einen gleichmäßigen Tonus über ihre gesamte Länge aufweisen. Damit ist aber auch bereits der generelle Evolutionstrend vorgegeben. Eine Aussteifung des Thorax, an dessen Innenflächen sowie Apodemen die Coxal- und Basismuskulatur der Beine inseriert, ist aus funktionellen Gründen nötig. Je stärker somit die Versteifung dieses Körperabschnittes ist, um so weniger Muskelkraft geht für sinnlose Verformungen desselben verloren. Diese fortschreitende Versteifung führt zu einer starren Sternalplatte, die unterschiedlich viele Segmente umfassen kann. So ist etwa bei den Astacidae das letzte Thoraxsegment frei beweglich (NETZ 1917). Dasselbe gilt für die Thalassinidea, die Galatheidea und viele Paguridea (vgl. GUINOT 1979: 15). Bei den ursprünglichen Brachyura können ebenfalls freie Sternite vorhanden sein (BALSS 1940), während alle höher entwickelten Formen eine einheitliche Sternalplatte besitzen. Der funktionelle Sinn dieser freien Thorax-Sternite ist bislang unbekannt. Die Situation kompliziert sich dadurch, daß in allen genannten Gruppen der Reptantia vollständig verschmolzene Sterna auftreten (z.B. Nephropidae). Dies zeigt, daß das Phänomen der freien Sternite nicht zwingend von der Entwicklungshöhe

abhängt. Die Sternalplatte weist an den früheren Segmentgrenzen Furchen auf, die Apodemen nach innen entsprechen. Diese bilden ein Endophragmalsystem, an dem die Muskulatur von Coxa und Basis der Pereiopoden inseriert. Die Muskulatur-Verhältnisse sind von BALSS (1941) eingehend dargestellt worden, so daß hier auf eine nochmalige Schilderung verzichtet werden kann. Prinzipiell handelt es sich um je einen Pro- und Remotor der Coxa und je einen Levator und Depressor basipoditis.

Bei den höheren Brachyuren, zu denen die hier darzustellenden Gecarciniden gehören, ist, wie bereits erwähnt, die Sternalplatte starr und stark verbreitert. Die Pereiopoden kommen lateral zu liegen. Das Endophragmalsystem besteht aus getrennten ventralen und dorsalen Muskelkammern, wobei die ventralen von den Endosterniten und dem zugehörigen Thorakalsternit, die dorsalen von den Endopleuriten und dem zugehörigen Segment der Epimeralwand begrenzt werden. Nach median zu nimmt der Endopleurit mit seiner hinteren Innenfläche wie üblich Kontakt zum arthrodialen Fortsatz des nächsten Endosterniten auf, mit dem er ohne äußerlich sichtbare Grenzen verschmilzt. Auf selber Höhe weist der Endopleurit aber auch eine starre Verbindung zum Endosterniten desselben Segmentes auf, so daß nach median eine starre Platte zwischen die Endopleuriten und -sterniten eingezogen ist, die die beiden Muskelkammern gegeneinander abgrenzt. Somit besteht diese starre Zwischenplatte immer abwechselnd aus Auswüchsen der Endopleuriten und Endosterniten, deren starre Verschmelzung zu einer Verbindung der Apodem-Innenräume mit ihren Epicuticulae führt. Dieses Zwischendach, das von DRACH (1939) als „lâme de jonction" bezeichnet wird, steht nach caudal in fortlaufender Verbindung mit dem jeweils zugehörigen Ast des sogenannten „Türkensattels (Sella turcica)". Dieser ist bei den meisten höheren Krabben vorhanden und stellt ein Apodem dar, das seinen Ursprung

an der Grenze des achten Thorakal- und ersten Abdominalsegmentes nimmt. Somit handelt es sich um den letzten Endosterniten und es ist daher auch nicht verwunderlich, daß dieser mit dem davor gelegenen Endopleuriten Kontakt aufnimmt, was eine plausible Erklärung für die kontinuierliche Verbindung mit dem Zwischendach („lâme de jonction") ist. Diese soeben geschilderten Verhältnisse sind bereits von H. MILNE-EDWARDS (1851) im Prinzip richtig gesehen und beschrieben worden, da dieser Autor Endophragmalsysteme macrurer Formen mit denen einiger Brachyuren verglich und versuchte, beide auf einen gemeinsamen Grundbauplan zurückzuführen. Seine Darstellung bleibt jedoch besonders im Hinblick auf den Aufbau des Zwischendaches lückenhaft. DRACH (1939) konnte in einer eingehenden Studie über den Häutungszyklus einiger Brachyuren zeigen, daß das Zwischendach, das er „lâme de jonction" nannte, aus zwei Platten besteht, die ihre Epikutikularflächen einander zugekehrt haben, im Grunde also den Aufbau hat, den man nach der oben dargelegten Vorstellung erwarten sollte. Diese Vorstellung wird außerdem noch dadurch gestützt, daß sich das Zwischendach („lâme de jonction") an den Verwachsungsstellen auflöst und resorbiert wird, bevor das Tier sich häutet (DRACH 1939). DRACH hat aus seinen Untersuchungen über den Aufbau des Zwischendaches und seines Verhaltens während der Häutung allerdings andere Schlüsse über dessen Genese gezogen. Er nimmt an, daß die beiden ein Apodem (also Endopleurit bzw. -sternit) bildenen Flächen sich am Ende des Apodems voneinander lösen und zum jeweils benachbarten nächsten gleichartigen Apodem Kontakt aufnehmen, das seinerseits an seiner Spitze ebenso geteilt sein soll wie ersteres. Dies bedeutet, daß die Endopleurite untereinander und die Endosternite untereinander in Verbindung stehen sollen. Die Verbindung der oberen und unteren Teile des Endophragmalsystems soll somit durch die Verwach-

sung der dorsalen Teilplatten der „lâme de jonction" mit der ventralen Teilplatte derselben an den lateralen und medianen Rändern erfolgen. Diese Analyse ist unreflektiert in spätere große Arbeiten übernommen worden (BALSS 1940, GUINOT 1979) und bedarf daher der Richtigstellung. Tatsächlich weist sie mehrere unüberwindliche Schwierigkeiten auf, die die weiter oben dargelegte Vorstellung nicht treffen. Insbesondere ist dies die Tatsache, daß sich, träfe die DRACHsche Hypothese zu, kein gemeinsamer Bauplan für macrure Formen und Brachyuren finden ließe. Weiterhin ist es kaum vorstellbar, daß sich Apodeme in einem Körperinnenraum öffnen, wie dies in der Entstehungssituation nötig gewesen wäre, und somit den Innenraum mit der Umwelt direkt in Verbindung bringen. Neben diesen beiden Hauptgründen muß man für die Verbindung der dorsalen Teilplatte mit der ventralen Neubildungen annehmen, ebenso für die Verbindung der Sella turcica mit der „lâme de jonction". Somit ist eindeutig, daß die weiter oben entfaltete Deutung die Verhältnisse besser beschreibt als die DRACHsche.

Eine weitere wichtige Struktur des Endophragmalsystems ist die Medianplatte (plaque mediane, median plate), die man besser als Sagittalapodem bezeichnet. Dieser Name beschreibt Lage und Aufbau dieses Elementes, das ein in der Mittellinie des Sternums längs gerichtetes Apodem darstellt, welches vom vierten bis zum achten Thorakalsternit reichen kann. Diese Struktur sowie die Medianlinie, die sie auf der Sternalplatte bildet, sind von H. MILNE-EDWARDS (1834, 1837) als Hinweis für eine ursprüngliche Zweiteilung der Sternite in der Längslinie gewertet worden. Wie bereits BALSS (1940) und GUINOT (1979) deutlich gemacht haben, gibt es keinen weiteren Hinweis, der eine solche Zweiteilung wahrscheinlich machen könnte, so daß, besonders aus vergleichend morphologischen Gründen, das Sagittalapodem eher einer Neubildung entspricht als einem ursprünglichen Zustand.

4.6.2. Die am Endophragmalsystem inserierende Thorakalmuskulatur der Brachyuren.

Am Endophragmalsystem inseriert, wie bereits erwähnt, die Muskulatur der Coxa und der Basis. Bei den hier darzustellenden Brachyuren inseriert an der pleuralen Muskelkammer der Remotor coxae, während der Promotor coxae sowie der Levator basipoditis und der Depressor basipoditis der zugehörigen sternalen Muskelkammer entspringen (PEARSON 1908: 366-367). Dieser Normalzustand gilt für die Muskulatur der zweiten, dritten und vierten Pereiopoden, während sie bei den ersten Pereiopoden (Scherenfüße) abgewandelt ist, indem die Basis zwei Levatoren und drei Depressoren aufweist. Die bei BALSS (1941: 259-260) gegebene Darstellung ist etwas unglücklich, da hier der Scherenfuß als typisches Bein dargestellt und damit der Eindruck erweckt wird, die übrigen Pereiopoden seien in ihrer Muskulatur prinzipiell gleichgestaltet. Der fünfte Pereiopod weicht insbesondere dadurch ab, daß er einen zusätzlichen Remotor coxae besitzt. Der funktionelle Sinn dieser besonderen Situation ist bisher nicht bekannt. Von den genannten Muskeln des den zweiten bis fünften Pereiopoden zuzuordnenden Endophragmalsystems nehmen der Promotor coxae der zweiten bis vierten Pereiopoden z.T. und der Depressor basipoditis der zweiten bis fünften Pereiopoden ihren Ursprung am Sagittalapodem, beim fünften Pereiopoden von *Cancer* ist es der zweite Remotor coxae, der hier entspringt und der Promotor coxae hat seine Verbindung zum Sagittalapodem verloren (PEARSON 1908: 366-368). Ebensolche Verhältnisse in Hinblick auf die Muskulatur des fünften Pereiopoden trifft man nach ABRAHAMCZIK-SCANZONI (1942: 328, 343, 352) auch bei *Eriphia verrucosa*, *Maja verrucosa* und *Pisa armata* an. Bei *Callinectes* dagegen sind die Ursprünge der Coxalmuskeln der fünften Periopoden nach COCHRAN (1935: 44) im Prinzip so wie bei den anderen Beinen, indem ein Teil des Pro-

motors am Sagittalapodem entspringt. Inwiefern diese Besonderheiten bei *Callinectes* mit dem Schwimmen in Zusammenhang zu bringen sind, kann hier nicht näher untersucht werden, zumal auch über andere Schwimmkrabben keine Untersuchungen in dieser Hinsicht vorliegen. Prinzipiell zeigt sich also, daß das Sagittalapodem zur Insertion des Promotor coxae z.T. und des Depressor basipoditis dient und damit keineswegs nur eine „zone den renforcement" darstellt, wie dies GUINOT (1979: 265) behauptet. Vielmehr ist ein großes Sagittalapodem funktionell gekoppelt mit einer mächtigen Muskulatur, die dort entspringt. Dies betrifft insbesondere den Depressor basipoditis, der bei Krabben mit Sagittalapodem gänzlich an diesem entspringt.

4.6.3. Diversität der Ausbildung der Sternalplatte, des Endophragmalsystems und der zugehörigen Beinmuskulatur bei den Brachyuren.

Die Sternalplatte der Brachyuren ist neuerdings von GUINOT (1979) eingehend untersucht worden. Demnach zeigt diese bei ursprünglichen Formen eine deutliche Metamerie und eine bis zum Sterniten der ersten Pereiopoden vorragende Medianlinie (vgl. GUINOT 1979: Abb. 20A). Dies entspricht einem Endophragmalsystem mit langem Sagittalapodem und bis zu diesem reichenden Endosterniten. Bei höher entwickelten Formen löst sich die Metamerie der Sternalplatte von vorn nach hinten im Mittelfeld immer mehr auf, bis bei sehr apomorphen Formen alle Segmentgrenzen unterbrochen sind, ebenso verkürzt sich die Mittellinie immer mehr von vorn nach hinten. Dies entspricht Umbauten im Endophragmalsystem, dergestalt, daß sich die Endosternite nach median zu verkürzen, ebenso das Sagittalapodem von vorn nach hinten. Dieser allgemeine Trend entspricht natürlich einer Effizienzsteigerung im Lokomotionsapparat, was von GUINOT (1979) nicht erkannt wurde. Die Laufbeine weisen bei allen Krabben (auch bei den anderen Dekapoden, die hier nicht darzustellen sind) Gelenkachsen auf, die senkrecht aufeinander stehen. Hierbei haben drei Gelenke Drehachsen, die parallel zur Körperachse verlaufen: das Coxa-Basis-Gelenk, das Merus-Carpus-Gelenk und das Propodus-Dactylus-Gelenk. Somit wird an diesen drei Stellen das Körpergewicht der Krabbe wirksam und die jeweiligen Depressoren bzw. Adduktoren haben daher nicht nur Bewegungs- sondern auch Haltefunktion, indem sie auch beim ruhigen Stehen gegen die Schwerkraft Kraft aufwenden müssen. Dies ist auch die Erklärung für die Tatsache, daß der Merus, in dem der Adductor carpi entspringt, stets sehr viel länger als der Carpus ist. Der hier besonders interessierende Depressor basipoditis ist somit auch und insbesondere ein statischer Muskel. Je stärker dieser

Muskel entwickelt ist, um so höher ist somit auch das Sagittalapodem. Die ursprünglichen Krabben haben eine enge Sternalplatte, wobei der Schwerpunkt des Körpers sehr weit vorn zu liegen kommt. Die Effizienzsteigerung des Systems liegt darin, daß bei Verbreiterung der Sternalplatte der hintere Teil des Körpers sich im Verhältnis zum vorderen vergrößert und somit der Schwerpunkt weiter nach hinten zwischen die hinteren Laufbeinpaare zu liegen kommt, was ein Stehen mit geringerem Kraftaufwand ermöglicht. Diese Entwicklung erklärt auch den weiter oben beschriebenen Trend: Da der zur Bewegung des Coxo- und Basipoditen dienende Promotor coxae sowie der Depressor basipoditis nicht in dem Maße an Größe zunehmen, in dem sich das Sternum verbreitert, müssen die Endosternite nicht nach median zu wesentlich verlängert werden, so daß sie sich nicht mehr in der Mittellinie treffen. Dies führt dazu, daß die Thoraxsegmentgrenzen auf der Sternalplatte in der Mitte unterbrochen erscheinen, je breiter die entsprechende Region wird. Da die Verbreiterung der Sternalplatte von vorn nach hinten fortschreitet, werden auch die „Segmentgrenzen" zunächst vorn und später auch hinten unterbrochen. Für die Ausbildung des Sagittalapodems ist, wie bereits ausgeführt, die Mächtigkeit des Depressor basipoditis ausschlaggebend. Je weiter der Schwerpunkt nach hinten wandert, um so geringer wird die statische Belastung der vorderen Extremitäten und um so kleiner der Depressor basipoditis, was wiederum zu einer Verkleinerung des Sagittalapodems führt. Ist das Sagittalapodem völlig abgebaut, nimmt der nunmehr kleinere Depressor basipoditis seinen Ursprung an der Innenwand der Sternalplatte (eigene unveröffentlichte Untersuchungen an *Carcinus maenas* und Gecarciniden). Die Verbreiterung des Sternums von vorn nach hinten hat also auch eine Verkürzung des Sagittalapodems im gleichen Sinn zur Konsequenz. Diese hier gegebene Deutung des Abbaus des Sagittalapodems gilt natürlich nur für die Laufbeine und nicht für den

Scherenfuß, in dessen Thoraxsegment das Sagittalapodem selbst bei hochentwickelten Formen erhalten sein kann, wenn die Scheren sehr massiv sind. Dies kann sogar geschlechtsdimorph ausgebildet sein, wenn ein Geschlechtsdimorphismus in den Scherengrößen vorliegt (z.B. *Pisa armata*, ABRAHAMCZIK-SCANZONI 1942: 348-349).

4.6.4. Merkmale der Thoraxkonstruktion und deren systematische Valenz.

Aus der hier gegebenen Darstellung folgt, daß in Hinblick auf die Sternalplatte und das Endophragmalsystem drei wichtige Merkmale zu beachten sind:

a) Form und Breite der Sternalplatte.

b) Unterbrechung der Segmentgrenzlinien (resp. Endosternite) im Mittelteil der Sternalplatte.

c) Vorhandensein und Länge der Mittellinie (resp. Sagittalapodem.).

Diese drei Merkmale machen im wesentlichen eine Angabe über Apo- bzw. Plesiomorphie, so daß man in verschiedenen Verwandtschaftsgruppen ähnliche Bildungen finden kann. Innerhalb einer Verwandtschaftsgruppe sind sie sehr wertvolle Indikatoren der Entwicklungshöhe und damit auch wichtige systematische Merkmale.

4.6.5. Das Endophragmalsystem und die Sternalplatte der Gecarcinidae.

(Abb. 58-67).

Die Epimeralwände zeigen bei den Gecarcinidae die bei den Brachyuren übliche Teilung in ehemalige Segmente, an deren Grenzen die Endopleurite entspringen. Die dem ehemaligen Segmentanteil entsprechenden dorsolateral-Dächer der pleuralen Muskelkammern der Pereiopoden zeigen in ihrer Größe das bei den Brachyuren übliche und kaum abgewandelte Muster:

Die größte Fläche, wenn man Länge und Breite berücksichtigt, hat das Dach der pleuralen Kammer des Scherenfußes, was durch die Größe dieses großen Beines bestimmt ist. Das folgende Dach der pleuralen Muskelkammer des zweiten Pereiopoden ist sehr eng und spitz und erreicht die Dorsalspitze des Epimeriten nicht, indem es zwischen den Dächern der benachbarten pleuralen Muskelkammern vollständig eingepackt ist. Die der folgenden zwei Segmente sind seitenparallel und etwa gleich lang, während das des fünften Pereiopoden viel enger ist. Von den zugehörigen Endopleuriten sind die an der Vorder- und Hintergrenze der pleuralen Muskelkammern des IV. Thoraxsegmentes die stärksten. Die folgenden zwei Endopleurite sind sehr viel kleiner und konvergieren nach median zu, so daß die hierdurch gebildeten pleuralen Muskelkammern nach median fast geschlossen erscheinen. In einem etwas größeren Abstand folgt der nächste Endopleurit, der bereits mit der deutlich ausgebildeten Sella turcica in Verbindung steht. Alle Endopleurite konvergieren auf diese zu, so daß das Zwischendach zwischen den sternalen und pleuralen Muskelkammern kurz bleibt. Dieses Konstruktionsmuster des pleuralen Teils des Endophragmalsystems ist innerhalb der Gecarcinidae im Prinzip immer gleich ausgebildet. Unterschiede im Detail betreffen geringfügig

andere Neigungswinkel der Endopleurite, die allerdings z.T. im Bereich der individuellen Variationsbreiten liegen.

Wichtiger und von größerer systematischer Bedeutung sind die Unterschiede im Bereich der Endosternite und der Sternalplatte (vgl. Abb. 58-67). Wie bereits GUINOT (1979: 106, 118) verdeutlicht hat, sind bei den Gecarcinidae die vier hinteren Thorakalsuturen (ThSegm IV/V, V/VI, VI/VII, VII/VIII) unterbrochen und erreichen nicht die Mittellinie. Dies entspricht im Endophragmalsystem der Tatsache, daß die Endosternite nicht die Mittellinie erreichen. Der stärkste Endosternit ist der zwischen dem vierten und fünften Thoraxsegment. Dieser knickt in seiner dorsalen Hälfte caudal, um sich mit dem ventralen Ende des Endopleuriten derselben Segmentgrenze zu treffen. An dieser Stelle beginnt das kurze Zwischendach, dem die übrigen Endosternite zustreben. Die zwei folgenden sind von dorsal frei sichtbar und knicken in ihrer dorsalen Hälfte ebenso nach caudal, so daß sie das Zwischendach hinter ihrer Einfaltungsstelle auf dem Sternum erreichen. Der Endosternit der Thoraxsegmente VII/VIII wird von der Sella turcica überragt, die mit dem Zwischendach hinter der Auftreffstelle des Endosterniten VI/VII verschmolzen ist. Auch diese Verhältnisse sind recht konstant. Nur die Einknickung der Endosternite kann verschieden stark sein. So ist sie bei *Discoplax* und *Epigrapsus* weniger stark als bei allen anderen Gattungen.

Das Sagittalapodem ist bei allen Gecarciniden nie vor dem Thorakalsternit VI ausgebildet. Zur Insertion der kräftigen Coxal- und Basis-Muskulatur der Scheren dient auch die Dorsalseite der kräftig eingedrückten sterno-abdominalen Kavität, die auf der Sternalplatte im Bereich des IV. Thorakalsterniten durch eine stark ausgebildete Kante begrenzt ist, welche sich der Kontur der Ränder des Telson (siebtes Glied) und des distalen

Teils des sechsten Gliedes des ♂ Hinterleibes angleicht. Diese Kante fehlt zwar erwachsenen ♀, die Eindellung der sterno-abdominalen Kavität zeigt aber auf dem Thorakalsternit IV die gleiche Form wie beim ♂. Alle Vertreter der Gattung *Cardisoma* besitzen ein Sagittalapodem in den Thorakalsegmenten VI-VIII. Die Sagittalapodeme und somit auch die Mittellinien der Segmente VI und VII sind durch einen Spalt (bzw. ein glattes Stück der Sternalplatte) voneinander getrennt, während das Sagittalapodem in den Segmenten VII-VIII kontinuierlich ausgebildet ist. Bei allen übrigen Gattungen ist das Sagittalapodem im VI. Thorakalsegment abgebaut. Verändert wird hierbei auch die Muskelinsertion im VIII. Thorakalsegment, indem ein Sagittalapodem in Form einer einfachen Platte nicht mehr vorkommt. Bei den Vertretern der Gattung *Discoplax* weist das VIII. Thorakalsegment median, an der Stelle des Sagittalapodems, eine etwa fünfeckige Eindellung auf, die dem ursprünglichen Sagittalapodem entspricht, das sich aber bei der Verbreiterung der Caudalseite des Sternums, die beim Vergleich der Konturen der Sternalplatten von *Cardisoma* und *Discoplax* deutlich wahrzunehmen ist (s. Abb. 64, 67), geöffnet hat und statt eines Spaltes eine Höhlung bildet. Bei *Gecarcinus* (Abb. 63), *Gecarcoidea* (Abb. 65), *Johngarthia* (Abb. 62) und *Epigrapsus* (Abb. 66) ist dieses Sagittalapodem noch weiter geöffnet und läßt sich kaum von der Kontur der Oberfläche des VIII. Sterniten unterscheiden. Die entsprechenden Muskeln des fünften Pereiopoden inserieren hier an einer flachen medianen Aufwölbung, die mit der hier rostro-caudal verkürzten Sella turcica dorsal verschmolzen ist. Somit ist bei allen Gattungen außer *Cardisoma* das Sagittalapodem nur noch im VII. Thorakalsegment als Platte erhalten.

Als Ergebnis aus dieser Darstellung folgt, unter Einbeziehung der in Abschnitt 4.6.3. dargelegten allgemeinen Zusammenhänge, daß bei *Cardisoma* der Schwerpunkt des Körpers weiter vorne liegt als bei den übrigen Gattungen. In dieser Hinsicht sind alle übrigen Gattungen im Vergleich zu *Cardisoma* apomorph.

4.7. Die Lage der männlichen Geschlechtsöffnung.

(Abb. 68-71).

Bereits H. MILNE-EDWARDS (1834, 1837) erkannte, daß die männliche Geschlechtsöffnung bei den Brachyuren auf der Coxa der fünften Pereiopoden oder auf dem Sternum liegen kann. Er trennte danach die Brachyuren in zwei Gruppen auf, die er Cyclometopa und Catometopa nannte. Auch erkannte er bereits, daß der catometope Zustand der apo- und der cyclometope der plesiomorphe ist. Eine Begründung hierfür gibt er allerdings nicht, lediglich eine vergleichend-morphologische Argumentation wird vorgebracht, nämlich, daß die coxale Geschlechtsöffnung die ursprünglichere sein müsse, da sie auch bei allen Dekapoden außer den Brachyuren vorkomme. Eine solche Argumentation ist nur dann partiell zulässig, wenn man aus anderen Gründen sicher ist, daß die Entwicklung von macruren Formen zu Brachyuren gegangen ist, was hier außer Frage steht. Aber selbst dann ist die Aussage, daß der cyclometope Zustand ursprünglicher ist als der catometope, nicht gleichbedeutend damit, daß die sternale Lage der männlichen Geschlechtsöffnung eine Synapomorphie darstellt. Es bleibt somit immer noch unklar, ob die Catometopa eine natürliche Einheit darstellen, oder nicht. Dies ist in der Folgezeit immer wieder bezweifelt worden. BALSS (1957) hat schließlich in seinem System der Dekapoden die Gruppen der Cyclo- und Catometopa nicht mehr benutzt, da offensichtlich auch Übergangsformen auftreten. In einer Serie von Publikationen hat schließlich GUINOT (1969) überzeugend dargestellt, daß der catometope Zustand aus dem cyclometopen durch eine Verbreiterung des caudalen Teils des Sternums hervorgeht. Dabei senkt sich der Penis immer mehr in eine Grube des Sternums ein und die Sternite VII und VIII nähern sich immer mehr über seiner Basis einander an, bis sie sich vereinigen und somit die Geschlechtsöffnung rein

sternal wird. Alle diese Übergangsformen sind bei den klassischen Goneplacidae belegt, während bei hochentwickelten Catometopen, wie etwa *Ocypode*, die Vasa deferentia sogar nicht mehr zur Coxa des fünften Pereiopoden und von dort in einem Kanal zur sternalen Geschlechtsöffnung laufen, sondern diesen Weg direkt machen (GUINOT 1979: 218-219).

Die Verknüpfung der Lage der männlichen Geschlechtsöffnung mit der Breite des Sternums in seinem caudalen Teil ermöglicht eine Anbindung an die im vorhergehenden Abschnitt entfaltete Argumentation hinsichtlich der Effiziierung des Lokomotionsapparates durch Verlagerung des Schwerpunktes nach hinten. Somit sind catometope Formen durchweg mit einem effizienteren Lokomotionsapparat ausgestattet als cyclometope, so daß es nicht verwundert, wenn allein aus catometopen Formen Landkrabben hervorgegangen sind.

Aus den soeben dargestellten Zusammenhängen folgt, daß die Lage der männlichen Geschlechtsöffnungen nur Aussagen über das Evolutionsniveau zuläßt, nicht aber die, daß alle catometopen Formen näher miteinander verwandt sind. Die Entwicklung der Catometopie ist parallel in verschiedenen Entwicklungslinien erfolgt (s. z.B. GUINOT 1969), was auch aus allgemein evolutionstheoretischen Gründen zu fordern ist. Zur Verwendung der Lage der männlichen Geschlechtsöffnung als systematisches Merkmal ist somit zuvor sicherzustellen, daß man sich innerhalb einer natürlichen Gruppe befindet. Dann kann der Grad der Catometopie, ähnlich wie die Sternalmerkmale (s. vor. Abschnitt), ein wertvolles Indiz für die Entwicklungshöhe sein.

Die Gecarcinidae sind nicht auf ein und demselben Evolutionsniveau angesiedelt, worauf bereits GUINOT (1979: 212) hingewiesen hat:

Bei *Cardisoma* (Abb. 68) ist die männliche Geschlechtsöffnung wohl sternal, ist jedoch noch sehr in der Nähe der Coxa des fünften Pereiopoden. Der laterale Basalzipfel des Penis hat noch Kontakt zur Coxa, da sich der latero-caudale Zipfel des VII. und der latero-frontale Zipfel des VIII. Sterniten gerade nicht über der Basis des Penis treffen. Entfernt man diese Zipfel, so ist zu erkennen, daß der Penis noch breiten Kontakt zur Coxa hat. Trotzdem bleiben das Zentrum des Penis und das der Geschlechtsöffnung sternal. Eine Sektion hat gezeigt, daß das Vas deferens auch gerade auf das Zentrum dieser Öffnung zustrebt, diese also als sternal anzusehen ist.

Bei *Discoplax* (Abb. 69) sind die Verhältnisse im Prinzip ähnlich, jedoch hat sich hier die Verbreiterung des Caudalteiles des Sternums dahingehend ausgewirkt, daß die Zipfel des VII. und VIII. Sterniten einander nähergerückt sind, so daß sie sich über der Basis des Penis gerade berühren. *Discoplax* ist somit in dieser Hinsicht etwas weiter entwickelt als *Cardisoma*.

Gecarcinus (Abb. 70), *Johngarthia* und *Gecarcoidea* haben rein sternale männliche Geschlechtsöffnungen, die von den Coxae der fünften Pereiopoden deutlich entfernt sind. Hier sind also die Sternite VII und VIII lateral von der Basis des Penis verschmolzen. Sektionen verdeutlichen, daß das Vas deferens auch hier direkt zur sternalen Geschlechtsöffnung läuft, ohne den Weg über die Coxa zu nehmen. Von dem ursprünglichen Peniskanal ist nur noch das caudale Stück erhalten geblieben, das direkt in den zugehörigen Endosterniten übergeht.

Epigrapsus (Abb. 71) hat ebenfalls eine rein sternale männliche Geschlechtsöffnung mit einem ebenfalls direkt dorthin führenden Vas deferens. Bei dieser Gattung trifft im Unterschied zu der *Gecarcinus*-Gruppe ein zungenförmig gerundeter caudo-lateraler Zipfel

des VII. Thorakalsegmentes lateral von der Basis des Penis auf das VIII., das seinerseits nicht nach vorn verlängert ist. Die Verschmelzungsstrecke ist bei dieser Gattung kürzer als bei den vorhergehenden und so kommt die männliche Geschlechtsöffnung näher zur Coxa zu liegen als bei diesen.

Aus diesen Feststellungen folgt folgende Reihung nach dem Grad der Apomorphie in diesem Merkmal, die nicht als phylogenetische Reihe zu verstehen ist:

Cardisoma, *Discoplax*, *Epigrapsus*, *Gecarcinus*-Gruppe.

4.8. Die Gonopoden der Männchen.

(Abb. 72-88).

Bei vielen Dekapoden und allen Brachyuren sind die ersten und zweiten Pleopodenpaare der ♂ zu Kopulationsorganen umgewandelt und werden dementsprechend Gonopoden genannt. Der erste Gonopod ist dabei das eigentliche Organ der Spermaübertragung, während der zweite, wie ein Kolben in einer Pumpe, das Sperma aus dem ersten Gonopoden herausdrückt.

Urspünglich funktionieren bei den Dekapoden die Gonopoden der beiden Körperseiten als eine funktionelle Einheit, wobei die Endopodite der ersten Pleopoden als Halbröhren ausgebildet sind, die mit ihren Längsseiten aneinanderliegend gemeinsam eine Röhre bilden. Die Appendices masculinae der zweiten Pleopoden erfüllen die oben erwähnte Pumpfunktion, indem sie paarig in die einheitliche Röhre der ersten Gonopoden gesteckt werden. Die Gonopoden der beiden Körperseiten sind durch Retinaculae miteinander verhakt, wie dies auch für andere Pleopoden üblich ist, die zum Schwimmen miteinander verbunden sind. Das Sperma bzw. die Spermatophoren gelangen aus der Geschlechtsöffnung durch entsprechende Haltung des Hinterleibes in die basale Öffnung der von den ersten Gonopoden gebildete Röhre und wird anschließend durch Pumpbewegungen der zweiten Gonopoden in die Spermatheca des ♀ befördert. Dieser Bau und diese Funktionsweise gelten auch für Petasma und Thelycum der ursprünglichsten Decapoda, der Penaeidea, und damit prinzipiell auch für alle anderen Crustaceengruppen, die ein Petasma besitzen. Einige Beobachtungen sprechen dafür, daß das Petasma sogar zum Grundbauplan der Malacostraca gehört, worauf hier aber nicht eingegangen werden kann.

Bei Verbreiterung des Sternums in Folge einer Effizienzsteigerung im Lokomotionsapparat rücken im Laufe der Evolution bei den Dekapoden auch die Coxae der ersten und zweiten Gonopoden auseinander, was schließlich auch die Aufrechterhaltung des einheitlichen Kopulationsapparates nicht mehr zuläßt. Diese Entwicklung führt entweder zu einer völligen Reduktion des äußeren Kopulationsapparates oder zu einer Individualisierung der Spermaübertragung der beiden Körperseiten, indem sich die Halbröhren der ersten Gonopoden allmählich zu Röhren schließen. Parallel dazu verschwinden auch die unpaaren Spermatheken der ♀ und werden durch paarige ersetzt. Dieser Abbau bzw. die Entwicklung der Gonopoden der beiden Körperseiten zu voneinander unabhängigen Apparaten zur Übertragung von Sperma ist offensichtlich innerhalb der Decapoda mehrfach erfolgt. Bei den Brachyuren liegt grundsätzlich eine solche Individualisierung vor. GUINOT (1979: 227 ff.) hat gezeigt, daß bei den primitiven peditremen Brachyuren die Spermaeinspritzung durch den Penis wie bei macruren Formen in dieselbe Öffnung des ersten Gonopoden erfolgt, in der auch der zweite Gonopod steckt, welcher im wesentlichen aus der sehr vergrößerten Appendix masculina des Endopoditen besteht. Bei einigen Gattungen sind noch der Exopodit sowie die ursprüngliche Gliederung erhalten, während bei anderen durch Abbau des Exopoditen und Verschmelzung von Gliedern Entwicklungstendenzen zum späteren zweigliedrigen Zustand sichtbar werden (GUINOT 1979: Abb. 60-61). Bei den höher entwickelten sternitremen Brachyuren hat sich der zweite Gonopod in der erwähnten Weise vereinfacht und der erste Gonopod weist basal zwei Öffnungen auf, eine laterale zur Aufnahme des Penis und eine mediane zur Aufnahme des zweiten Gonopoden, so daß nun die Spermaeinspritzung und das Pumpen zu einem kontinuierlichen Vorgang werden können (GUINOT 1979: 239 ff.).

Bisher weitgehend unverstanden ist die phylogenetische und funktionelle Bedeutung der bei den höher entwickelten Brachyuren vorkommenden Torsion der ersten Gonopoden, die von verschiedenen Autoren in verschiedenen Brachyurengruppen konstatiert wurde, aber ohne Deutung blieb (Pseudothelphusidae: PRETZMANN 1973; eurasiatische Süßwasserkrabben: BOTT 1970; Grapsidae: HARTNOLL 1965; Ocypodidae: CRANE 1975. - Sowie eine Reihe anderer Autoren, die entweder die Gonopodentorsion als systematisches Merkmal verwendet haben, insbesondere BOTT und TÜRKAY, oder sie ohne Kommentar abbilden, also wahrgenommen haben). Die genannten Autoren haben der Gonopodentorsion unterschiedliche Bedeutung beigemessen, so betrachtet etwa CRANE 1975 sie als phylogenetisch und damit systematisch so unbedeutendes Phänomen, daß sie Taxa mit völlig unterschiedlich tordierten Gonopoden als Unterarten der Art *Uca vocans* behandelt. Diese unterschiedliche Einschätzung eines Merkmals kann nur dadurch zustande kommen, daß es in seiner Bedeutung unverstanden und somit beliebig beurteilbar ist. Um die Torsion zu verstehen, muß man überlegen, ob sie ein ursprünglicher Zustand sein kann bzw. was die Ursachen für ihr Zustandekommen sind. Geht man von der Individualisierung der Gonopoden der beiden Körperseiten bei Verbreiterung des Sternums von hinten nach vorn aus, wie sie weiter oben dargestellt wurde, kann nach erfolgter Einrollung der ersten Gonopoden die Verschmelzungsnaht („Rinne") nur gerade sein. Eine Torsion des Gonopoden, die in einer Torsion der Rinne sichtbar wird, ist nur dann denkbar, wenn die Basis und die Spitze des Gonopoden verschieden stark eingedreht werden müssen. Diese Notwendigkeit ist dadurch gegeben, daß die Spitze des ersten Gonopoden an die weibliche Geschlechtsöffnung derselben Art angepaßt sein muß und sich somit mehr nach der räumlichen Konfiguration dieser und des weiblichen

Sternums richten muß, als daß sie allen Veränderungen folgen kann, die die Basis des Gonopoden durchmacht. Diese wird insbesondere bei der Eindrückung der sterno-abdominalen Kavität, die eine Innovation der sternitremen Brachyuren ist (GUINOT 1979: 120), und der Aufbiegung des Hinterendes des Sternums medio-dorsal gedreht, so daß hieraus eine Torsion des Gonopoden bzw. dessen Rinne resultiert. Damit ist aber auch die Lesrichtung klar: eine gerade Rinne ist der Ausgangszustand und z.B. bei Brachyuren ohne sterno-abdominale Kavität und mit plattem Sternum zu erwarten. Dies trifft auch tatsächlich bei den peditremen Brachyuren zu, die keine ausgeprägte sterno-abdominale Kavität aufweisen. Bei den sternitremen Brachyuren fehlt eine Torsion bisweilen dann, wenn die Gonopoden einfach röhrenförmig gebaut sind und die zugehörige weibliche Geschlechtsöffnung eine kreisrunde Öffnung darstellt oder weichhäutig und anpassbar ist. Dort aber, wo durch komplizierte distale Armaturen und verhärtete weibliche Geschlechtsöffnungen für eine Verhakung der Kopulationsapparate gesorgt ist, tritt erwartungsgemäß eine Torsion in Erscheinung. Die Torsion ist somit eine Apomorphie und ihre Ausbildung hängt von den räumlichen Verhältnissen des männlichen wie des weiblichen Sternums ab. Die verschieden starken Torsionen können nur dadurch erklärt werden, daß der Ausgangszustand bei Eindrückung der sterno-abdominalen Kavität verschieden gewesen ist. Außerdem ist zu beobachten, daß auch die weibliche Geschlechtsöffnung eine Torsion durchgeführt hat, die aber immer hinter der des Gonopoden zurückbleibt, da hier die räumlichen Limitationen andere sind als beim Gonopoden. Damit wird deutlich, daß die Gonopodentorsion kein Merkmal ist, daß im Unterartbereich abwandeln kann, sondern eines, dessen Ausbildung von der Abänderung der Körperkonstruktion abhängt.

Die hier gemachten Ausführungen lassen einige wichtige Aussagen über die Bedeutung der Gonopoden als systematische Merkmale zu:

Die Gonopoden sind keine Organe, die direkte Umweltanpassungen zeigen. Die Selektion greift an ihnen vorwiegend im Sinne der Funktionserhaltung, d.h. einer möglichst verlustlosen und effektiven Übertragung des genetischen Materials an. Veränderungen sind bei ihnen nur im Sinne einer effektiveren Verhakung denkbar oder werden durch Änderungen in der Thoraxkonstruktion, die zur Effektivierung des Lokomotionsapparates führen, erzwungen. Dies bedeutet, daß die Gonopoden konservative Strukturen sind, die in ihrer Grundkonstruktion wesentlich weniger abwandeln als äußere Merkmale und damit Verwandtschaftsverhältnisse viel besser aufzuzeigen im Stande sind. Bei Verwendung der Gonopoden als Merkmal ist natürlich zu beachten, daß man sich nicht in Oberflächlichkeiten erschöpft (Detailstrukturen wie Behaarung, graduelle Zuspitzung etc.), sondern die Grundkonstruktion aufdeckt, die im allgemeinen durch Torsion, Lage der Distalöffnung, Bau des Stieles und Bauteile des Verhakungsmechanismus charakterisiert wird.

Die Gecarcinidae haben, wie alle anderen Grapsoiden, Gonopoden, die sich in ein kalkiges Basalstück und einen chitinigen Terminalanhang gliedern lassen (Abb. 72). Dieser Terminalanhang stellt ein dünnes und meist abgeplattetes Endstück dar, das genau in den Vulvarschlitz der weiblichen Geschlechtsöffnung paßt und von deren Operculum so abgedichtet wird, daß bei der Kopulation ein hermetisch abgedichteter Kanal vom Penis bis in die weibliche Spermatheca vorliegt. Man könnte geneigt sein, diese durch die Abplattung des Terminalanhangs besonders gute Abdichtung des Spermakanals als Anpassung an das Landleben zu deuten, da damit der Vertrocknungsgefahr

vorgebeugt wird. Daß dies nicht so einfach ist, zeigen marine Krabben verschiedener Verwandtschaftsgruppen, die diese Einrichtung ebenfalls aufweisen. Vielmehr scheint die Abdichtung des Spermakanals eine Einrichtung zu sein, die auf verschiedenen Wegen erreicht wird. Einer dieser Wege ist die Verwendung starrer und flacher Teile, wobei die Abflachung der Gonopodenenden mit der Verengung des Vulvarschlitzes und der Bildung eines Operculums coevolutiv einhergegangen sein muß. Indem nur diese Art der Abdichtung an Land einsetzbar war, tritt sie bei allen landbewohnenden Brachyuren auf, geht aber auf die marinen Vorfahren dieser Tiere zurück.

Das kräftige Basalstück weist bei allen Gecarcinidae einen gut ausgebildeten Palpus in der Nähe der Basis des Terminalanhangs auf. Dieser ist mit Tasthaaren versehen und paßt bei Einsenkung des Terminalanhangs in den Vulvarschlitz mit seiner Spitze genau hinter den Seitenrand der weiblichen Geschlechtsöffnung und dient somit offensichtlich als weitere Führung und Stütze neben dem dünnen und damit zerbrechlichen Terminalanhang.

Die Torsion der Gonopoden ist innerhalb der Familie nicht einheitlich: während sie bei *Gecarcinus*, *Gecarcoidea* *Johngarthia*, *Cardisoma* und *Discoplax* sehr ähnlich ist, ist sie bei den beiden *Epigrapsus*-Arten sehr viel stärker. Hier macht die dorsal beginnende Rinne eine dreiviertel Drehung und endet lateral. Bei der erstgenannten Gattungen handelt es sich höchstens um eine viertel Torsion zur medianen Seite hin, wobei diese bei *Cardisoma* schwächer ist als bei *Discoplax*. Die Gattungen der *Gecarcinus*-Gruppe haben eine untereinander identische und *Cardisoma* ähnliche Torsion. Dementsprechend ist der Verlauf der Naht im Terminalanhang bei *Discoplax* median und bei anderen Gattungen seitlich der Mittellinie. Die Form des Terminalanhangs ist gattungs-, die Detailsausprägung artspezifisch ausgebildet, was im taxonomischen Teil der Arbeit näher ausgeführt wird.

4.9. Die weiblichen Geschlechtsöffnungen.

(Abb. 89-106).

TÜRKAY (1970) konnte erstmals zeigen, daß die weiblichen Geschlechtsöffnungen bei den Gecarcinidae Amerikas als Merkmale für die Arttrennung verwendet werden können. Nach Verwendung dieses Merkmals für die Trennung der Gecarciniden-Arten der übrigen Erdteile (TÜRKAY 1973a, 1974), war es bei der Charakterisierung der ♀ anderer Familien ebenso hilfreich (Grapsidae: vgl. z.B. TÜRKAY 1975b; Ocypodidae: vgl. CRANE 1975, SAKAI & TÜRKAY 1976). Dieses Merkmal ermöglicht nunmehr auch die Trennung von ♀ bei äußerlich sehr uniformen Gruppen. Hierbei muß allerdings eine wichtige Einschränkung gemacht werden, nämlich daß die Trennung von ♀ bisher nur bei Gruppen, deren Geschlechtsöffnungen Opercula aufweisen, gelungen ist. Die einfachen Geschlechtsöffnungen vieler Portunidae wie *Carcinus maenas* (vgl. HARTNOLL 1968) sind nicht mit Hartteilen versehen, sondern reine Öffnungen, die durch die nach außen gewölbten Innenhäute der Vagina verengt sind. Da sich damit der Schlitz dem Gonopoden anpassen kann, zumal die Besamung bei diesen marinen Tieren nach der Häutung des ♀ erfolgt, sind Formunterschiede bei diesem einfachen Typ nicht zu erwarten. Allerdings wird zu untersuchen sein, ob nicht die Lage und Orientierung der Geschlechtsöffnung auf dem VI. Thorakalsternit als Unterscheidungsmerkmal in Frage kommt. Dies wäre zu erwarten bei Gruppen, die Gonopoden unterschiedlicher räumlicher Struktur aufweisen. Ein solcher Versuch ist durch PRETZMANN (1973) für die Pseudothelphusidae gemacht worden, ist aber insgesamt wegen der schmalen Materialbasis noch recht unbefriedigend. Bei Gruppen ohne Opercula aber mit sternalen Auswüchsen (z.B. *Hyas*, vgl. HARTNOLL 1968) gibt es bisher noch keine Untersuchungen in dieser Hinsicht.

Um die Verhältnisse und die Differenzierungen bei den Gecarcinidae besser verstehen und auch terminologisch erfassen zu können, soll zunächst die in dieser Hinsicht grundlegende Arbeit von HARTNOLL (1968) diskutiert werden. Nachdem lange Zeit ein bemerkenswertes Kenntnisdefizit über Bau und Funktion des weiblichen Geschlechtsapparates der Brachyuren herrschte, hat HARTNOLL (1968) den Bau dieses Organsystems an ausgewählten Beispielen untersucht und Vorschläge für eine allgemeine Terminologie gemacht. Die Abb. 90a verdeutlicht die auch in dieser Arbeit angewandte Terminologie. HARTNOLL unterscheidet einen „einfachen Bautyp" ("simple pattern") von einem „konkaven Bautyp" ("concave pattern"). Von letzterem gibt es Untertypen mit und ohne Operculum, das beweglich oder unbeweglich sein kann. Beim „einfachen Bautyp" ist die Vagina im Querschnitt länglich-oval und ist rundherum mit Bindegewebe versehen, in das Muskelstränge eingelagert sind. Den Abschluß nach innen bildet eine Chitinkutikula, die von einem einschichtigen Zylinderepithel abgeschieden wird (HARTNOLL 1968: Abb. 5c). Beim „konkaven Bautyp" hingegen ist die laterale Vaginalwand in die Einbuchtung der medianen eingestülpt, so daß das Lumen mondsichelförmig verengt ist. An der lateralen Wand greifen Muskeln an, die zum Sternum ziehen und deren Kontraktion die Vagina erweitert. Die Vulva kann nun mit einem stark verkalkten Operculum versehen sein, das nichts anderes ist als der laterale Abschnitt des Vulvarrandes und daher bei der Kontraktion der Vaginalmuskeln ebenfalls zur Seite gezogen wird und damit die Vulvaröffnung freigibt, was für die Besamung und die Ovulation nötig ist. Bei den Formen mit beweglichen Opercula sind diese jederzeit durch Kontraktion der Vaginalmuskeln zu öffnen, während bei denen mit unbeweglichen Opercula nur nach lokaler Dekalzifikation der Umgebung des Operculums eine Beweglichkeit erreicht werden kann. Die Dekalzifikation ist stimmungsabhängig und tritt um die Besamungszeit, während derer auch die Ovulation erfolgt, auf.

Diese schematische Einteilung wird sich sicher nicht völlig durchhalten lassen, da es zwischen den einzelnen Bautypen Übergangsformen gibt, wie etwa Vertreter des „einfachen Bautyps" mit Operculum (*Corystes*) und Vertreter des „konkaven Bautyps" ohne Operculum (*Hyas*). Auch der Beweglichkeitsgrad der Opercula scheint Übergänge vom völlig unbeweglichen zum jederzeit leicht beweglichen aufzuweisen. Hinzu kommt, daß die Mechanik des „einfachen Bautyps" noch völlig unverstanden ist und künftig funktionell untersucht werden muß.

Über die Bauverhältnisse bei den Gecarcinidae gibt es bisher nur einen kurzen Hinweis von HARTNOLL (1968: 297): "A West Indian land crab, *Gecarcinus ruricola* (L.), has ducts of the concave pattern with immobile opercula." Es war also nötig, eine genauere Analyse der Vertreter der Familie durchzuführen. Dazu wurde dem Tier der Bereich der Vagina mit dem umgebenden Sternum entnommen und unter dem Binokular freipräpariert. Die hierbei gemachten Beobachtungen sind außer zum besseren Verständnis der Gecarcinidae auch für andere Familien von Bedeutung. Zunächst ist festzustellen, daß alle Gecarcinidae eine Vagina des „konkaven Bautyps" besitzen (Abb. 90a). Die Vulva weist ein Operculum auf, dessen Oberfläche und zum Vulvarschlitz gerichtete Seite stark verkalkt sind. Zur Sternalfläche hin folgt eine wenig verkalkte Zone, die hier als Gelenk bezeichnet werden soll (Abb. 90a) und die sich beim Zurückziehen des Operculums einkrümmt. In die Vagina hinein setzt sich das Operculum als Innenwand *) fort, während die Außenwand *) an der Vulva ihre Fortsetzung im Randwulst findet. Die

*) Die Begriffe Innen- und Außenwand sind hier nicht als Orientierung auf dem Tierkörper gemeint, sondern als lageunabhängige Bezeichnungen der eingebuchteten bzw. ausgebuchteten Vaginalwände. Dadurch wird erreicht, daß die Begriffe nicht ihre Inhalte wechseln, wenn durch Torsion der Geschlechtsöffnung der Vulvarschlitz nach lateral zu liegen kommt.

Außenwand ist in ihrer frontalen Längshälfte völlig, in ihrer caudalen Längshälfte nur zu einem Drittel verkalkt. In den übrigen zwei Dritteln der caudalen Längshälfte ist die Außenwand dünn und hautartig beschaffen. Die Innenwand ist chitinig und damit die Fortsetzung des Gelenkes der Vulva nach innen. Sie hat median durch Invagination eine längs verlaufende Apophyse gebildet, an der die Vaginalmuskulatur ansitzt (Abb. 90b-c). Die Innenwand setzt sich schließlich wie auch die Außenwand in eine membranartige Haut fort, die die direkte Fortsetzung der zwei Drittel der caudalen Längshälfte der Außenwand ist. Der gesamte soeben beschriebene Apparat ist die besonders stark ausgebildete Kutikula des auch die Spermatheca nach innen begrenzenden mehrreihigen Epithels, das außen von einer bindegewebigen Hülle umgeben ist, die den gesamten Apparat einschließlich Spermatheca umgibt. Die funktionelle Bedeutung dieser Strukturen liegt klar auf der Hand. Die stark verkalkte Außenwand ist nicht verformbar und hält durch ihre ebenfalls verkalkten Übergangsränder die Innenwand und das Operculum ziemlich unbeweglich. Während der paarungsbereiten Phase werden die Übergangsränder und die das Operculum umgreifenden Teile des Randwulstes selektiv dekalzifiziert. Damit wird es möglich, durch eine Kontraktion der Vaginalmuskeln, die an der Längsapophyse der Innenwand einerseits und am Sternum andererseits inserieren, die Innenwand samt Operculum zurückzuziehen und die Spitzen der ersten Gonopoden aufzunehmen bzw. befruchtete Eier nach außen zu bringen. Die Rückstellkraft ist durch die Elastizität der chitinigen Innenwand gegeben, so daß beim Erschlaffen der Muskeln sich die Vulva wieder schließt bzw. die Vagina verengt. Aus diesem Mechanismus wird deutlich, weshalb die Außenwand sowie der Randwulst verkalkt sein müssen. Die Steifheit der Außenwand und des Randwulstes sowie die starre Verbindung beider mit den

Sterniten ermöglichen erst die Erweiterung der Vagina bzw. das Zurückziehen des Operculums bei der Kontraktion der Muskeln, da ein Kraftverlust durch Verbiegen des gesamten Apparates nicht möglich ist. Diese funktionelle Betrachtung zeigt, warum der Grundbauplan des äußeren weiblichen Geschlechtsapparates bei allen Vertretern gleich ist.

Aus der vorhergehenden Betrachtung ist auch der Rahmen für die Unterschiedlichkeit der Vulvae und Vaginae auf der Gattungs- und Artebene abzustecken. Gonopoden und Vulvae sind, wie bereits erwähnt, als ein einziges Organsystem zu verstehen, das nur bei der Besamung in Aktion ist. Dabei kommt es auf möglichst effektive und verlustlose Übertragung von Sperma an, was wiederum am besten durch gute Abdichtung des gesamten Systems erreicht wird. In diesem Zusammenhang ist auch die Funktion der Operculae verständlich, die stets mit ersten Gonopoden korrespondieren, die einen Terminalanhang tragen, dessen räumlicher Aufbau dem Vulvarschlitz entspricht. Somit wird deutlich, daß die Unterschiede der Vulvae insbesondere in der Orientierung und Krümmung des Operculums sowie des Randwulstes liegen, was mit dem Bau des zugehörigen ersten Gonopoden korrespondiert. Dies ist der Grund dafür, daß der Bau der Vulva als Merkmal für die Arttrennung verwendet werden kann, wenn die ersten Gonopoden ebenfalls Unterschiede aufweisen.

Bei den Gecarcinidae entspricht der Bau der Vulvae, wie zu erwarten ist, dem der Gonopoden, was etwa beim Vergleich der Vulvae von *Epigrapsus*, dessen Gonopoden, wie bereits dargestellt, eine viel stärkere Torsion aufweisen, mit denen anderer Gecarcinidae deutlich wird (Abb. 105-106). Ansonsten sind die Vulvae artspezifisch unterschiedlich, so daß auf die Beschreibungen und Abbildungen des taxonomischen Teils verwiesen werden kann.

5. Konsequenzen aus der Merkmalsanalyse für das System der Gecarcinidae.

Die in den Abschnitten 4.1 bis 4.9. dargelegten Überlegungen zeichnen ein komplexes Bild hinsichtlich der Merkmalsverteilung. Ganz generell läßt sich zu der Wertigkeit der einzelnen Merkmalskomplexe bemerken, daß gezeigt werden konnte, daß der Genitalapparat verwandtschaftliche Beziehungen am besten aufzeigt, da dessen Veränderungen viel limitierter sind und hier der Selektionsdruck allein auf Funktionserhaltung, d.h. möglichst verlustloser Spermaübertragung, liegt (s. Abschnitt 4.8.), so daß sein Umbau im Laufe der Evolution lediglich durch die Gesamtkonstruktion des Körperstammes (Thorax) erzwungen wird. Diese Koppelung zeigt auch die weitgehende Unabhängigkeit des Merkmalskomplexes von der jeweiligen Umweltsituation. Damit läßt sich auch begründen, daß den Merkmalen des Genitalapparates ein gewisses Primat in der Definition natürlicher Gruppen zukommen muß (s. auch Abschnitt Klassifikation). Im folgenden sind die verschiedenen Merkmalskomplexe gerafft dargestellt und diskutiert:

- Carapax: Im wesentlichen einheitlich gebildet. Branchialregionen verschieden stark aufgetrieben und nach vorn ausladend, was meist durch die Lage des Epibranchialzahnes angedeutet wird. Morphologische Reihung in dieser Hinsicht: *Epigrapsus*; *Discoplax* (uneinheitlich); *Cardisoma*; gleichrangig: *Gecarcinus*, *Johngarthia*, *Gecarcoidea*.
- Augenhöhlen: Vollständige primäre Augenhöhle bei *Gecarcinus*, *Johngarthia* und *Gecarcoidea*, Suborbitalkante ohne Kontakt zur Orbita. Unvollständige primäre Augenhöhle mit genäherter Suborbitalkante bei *Epigrapsus*. Lateral nicht ganz vollständige sekundäre Augenhöhle bei *Discoplax*. Vollständige sekundäre Augenhöhle bei *Cardisoma*.

- Mundwerkzeuge: Mandibeln und Maxillen weitgehend einheitlich. Erste Maxillipeden mit terminal eingefaltetem Exopoditen bei *Cardisoma*, *Discoplax* und *Epigrapsus*, hier auch Flagellum des Exopoditen vorhanden; einfacher Endopodit und fehlendes Flagellum bei *Gecarcinus*, *Johngarthia* und *Gecarcoidea*. Zweite Maxillipeden weitgehend einheitlich, Flagellum des Exopoditen fehlt bei *Gecarcinus*, *Johngarthia* und *Gecarcoidea*. Endopodite der dritten Maxillipeden bedecken das Mundfeld, mit sichtbarem Palpus und Exopoditen bei *Epigrapsus*, *Cardisoma* und *Discoplax*; Endopodite der dritten Maxillipeden gehen über das Mundfeld seitlich und vorn (verschieden weit) hinaus und überdecken Palpus sowie Exopodit bei *Gecarcinus*, *Johngarthia* und *Gecarcoidea*; Exopodit mit Flagellum bei *Cardisoma* und *Discoplax*, mit weitgehend reduziertem bei *Epigrapsus*, ohne solches bei *Gecarcinus*, *Johngarthia* und *Gecarcoidea*.
- Pereiopoden: Weitgehend einheitlich, insbesondere Gliederung.
- Proepistom und Epistom: Bei *Gecarcinus*, *Johngarthia* und *Gecarcoidea* Epistom verschieden weit nach vorn verlängert, Mundfeldvorderkante abgebaut.
- Sternum und Endophragmalsystem: Sagittalapodem in den Thorakalsegmenten VI bis VIII vorhanden bei *Cardisoma*, bei allen übrigen Gattungen nur in VII und VIII. Verbreiterung des hinteren Teils der Sternalplatte in der Reihe: *Cardisoma*; *Discoplax*; *Epigrapsus*; gleichwertig: *Gecarcinus*, *Johngarthia*, *Gecarcoidea*.
- Männliche Geschlechtsöffnung: Zunehmende Entfernung von der Coxa in der Reihe: *Cardisoma*; *Discoplax*; *Epigrapsus*; gleichwertig: *Gecarcinus*, *Johngarthia*, *Gecarcoidea*.
- Gonopoden: Zunehmende Torsion in der Reihenfolge: *Cardisoma*; gleichwertig: *Gecarcinus*, *Johngarthia*, *Gecarcoidea*; *Discoplax*; *Epigrapsus* (hier sehr viel stärker als bei den übrigen Gattungen). Form des Terminalanhangs gattungsspezifisch unterschiedlich.

– Weibliche Geschlechtsöffnung: Torsion und Form entsprechend den Gonopoden.

Aus dieser Merkmalszusammenstellung lassen sich unter Einbeziehung der in den vorhergehenden Abschnitten gegebenen funktionellen Erklärungen hinsichtlich des natürlichen Systems der Gecarcinidae folgende Schlüsse ziehen:

a. Die drei Gattungen *Gecarcoidea*, *Johngarthia* und *Gecarcinus* bilden eine homogene Gruppe, die in dieser Arbeit zur Vermeidung nomenklatorischer Konsequenzen *Gecarcinus*-Gruppe genannt werden soll. Sie ist in nahezu jeder Hinsicht anagenetisch am weitesten entwickelt, nur hat sie primäre Orbitae, was plesiomorph ist. Diese Tatsache läßt die Aussage zu, daß die Gattungen der *Gecarcinus*-Gruppe sich von den anderen Gattungen nicht direkt ableiten lassen, sondern scharf von diesen getrennt sind. Innerhalb der Gattungsgruppe ist Diversität in der Form des Terminalanhangs der Gonopoden sowie in der Ausbildung der dritten Maxillipeden und des Epistoms zu erkennen. Anhand der Gonopodenmorphologie ist keine anagenetische Reihung möglich, wohl aber in der Ausbildung der dritten Maxillipeden und des Epistoms, so daß hier zwei Klassifikationsmöglichkeiten vorhanden sind. Der Klassifikation nach Gonopoden wird hier der Vorrang gegeben, da eine parallele Anagenese innerhalb der so definierten Gruppe aus den in Abschnitt 4.8. genannten Gründen viel eher möglich erscheint als die Erklärung verschiedener Gonopodenformen innerhalb einer Gruppe, die hinsichtlich der Bildung der dritten Maxillipeden und des Epistoms auf einem anagenetisch hohen Niveau steht. Von den so definierten Gattungen ist *Gecarcoidea* die ursprünglichste. Innerhalb *Johngarthia* ist eine Anagenese von ursprünglichen zu hochentwickelten Formen sicht-

bar. Bei *Gecarcinus* trifft dies auch zu, wobei hier allerdings so basale Formen wie bei *Johngarthia* nicht vorkommen. Zusammen mit der Tatsache, daß *Johngarthia* im westlichen Indik überhaupt nicht vorkommt, läßt sich eine Entstehung der Gattungsgruppe im indomalayischen Archipel und eine allmähliche Verbreitung nach E hin annehmen, wobei die ursprünglicheren *Johngarthia* von den höheren *Gecarcinus* vom Festland verdrängt worden zu sein scheinen. Eine relative Monophylie ist somit für die Verteilung der morphologischen Merkmale und die Verbreitung die beste Erklärung.

b. *Cardisoma* und *Discoplax* bilden eine homogene Gruppe, die hier *Cardisoma*-Gruppe genannt werden soll. Besonderheiten sind die wohlausgebildeten sekundären Orbitae, wobei in diesem Merkmal *Cardisoma* etwas weiter als *Discoplax* entwickelt ist. Das Endophragmalsystem und die Sternalplatte von *Discoplax* sind dagegen im Verhältnis zu *Cardisoma* deutlich apomorph. Diese Merkmalsverteilung berechtigt zur Aufstellung beider Gattungen, zeigt aber auch die grundlegende Übereinstimmung gekoppelt mit einer Anagenese im Lokomotionsapparat. Die ökonomischste Erklärung ist auch hier eine relative Monophylie gegenüber der *Gecarcinus*-Gruppe.

c. *Epigrapsus* nimmt eine recht isolierte Stellung ein. Von allen übrigen Gecarcinidae setzt diese Gattung die starke Torsion der ersten Gonopoden ab. In Hinblick auf den Bau der Orbitae liegt sie anagenetisch zwischen den beiden beschriebenen Gruppen, im Evolutionsniveau hinsichtlich des Lokomotionsapparates zwischen *Cardisoma* und *Discoplax*. Dieses Merkmalsmosaik erlaubt keinen Anschluß an eine der beiden Gattungsgruppen.

Die Gattungen des hier entworfenen Systems sind homogen und die in ihnen anerkannten Arten stellen mit

hoher Wahrscheinlichkeit Biospezies dar. Dafür sprechen folgende Indizien:

- Die Arten von *Johngarthia* und *Gecarcoidea* sind strikt allopatrisch, eine Panmixie ist daher nicht anzunehmen.
- Die beiden *Gecarcinus*-Arten sind ökologisch hinsichtlich ihres Terrestrizitätsgrades isoliert. Ihre Gonopoden sind unterschiedlich gebaut.
- Die vier *Cardisoma*-Arten sind strikt allopatrisch und ihre Gonopoden unterscheiden sich z.T. erheblich im Bau der Terminalanhänge.
- Die drei *Discoplax*-Arten haben unterschiedliche Gonopoden und sind vermutlich auch ökologisch isoliert (genauere Untersuchungen stehen noch aus, s. systematischer Teil).
- Die beiden *Epigrapsus*-Arten sind zunächst als Morphospezies einzustufen, da eine Isolation sich mangels Daten nicht zweifelsfrei begründen läßt. Die etwas unterschiedlichen Gonopoden könnten aber dafür sprechen.

6. Ergebnisse.

A. Morphologische Ergebnisse:

1. Die Carapax-Furchen auch der Brachyura müssen funktionell als Insertionsstellen der Dorsoventral- und Magenmuskeln interpretiert werden. Sie haben somit nichts mit alten Tagma-Grenzen zu tun. Die Cervikalfurche kann aber sehr wohl benutzt werden, um die Vordergrenze der Branchialregionen zu ermitteln. Bei allen Gecarcinidae sind diese in Anpassung an die Luftatmung stark vergrößert, wobei das Volumen der Kiemenkammer in folgender Reihe zunimmt: *Epigrapsus*; *Discoplax*; *Cardisoma*; gleichwertig: *Gecarcinus*, *Johngarthia*, *Gecarcoidea*.

2. Die Orbitae der Grapsoiden Brachyuren können primär oder sekundär gebildet sein. Sekundäre Orbitae entstehen, indem die Suborbitalkante zur funktionellen unteren Orbitakante wird, wobei die primäre untere Orbitakante verschwindet. Dies steht in Zusammenhang mit der Vergrößerung der Orbitae zur Aufnahme der vergrößerten Augenstiele der terrestrischen Krabben. Von den Gecarcinidae haben primäre Augenhöhlen: *Gecarcinus*, *Johngarthia* und *Gecarcoidea*, sekundäre: *Discoplax* und *Cardisoma*, während *Epigrapsus* zwischen beiden Typen vermittelt.

3. Die Mundwerkzeuge der große Nahrung aufnehmenden Krabben arbeiten während der Nahrungsaufnahme wie folgt:

   - Festhalten des Nahrungsbrockens und Spannen zwischen Mandibel und Schere bzw. dritten Maxillipeden. Abreißen durch Zug.

   - Bei reißfester Nahrung Zersägen mit Hilfe der Dornen der Dactylus-Distalenden der zweiten Maxillipeden und denen der Ränder der oberen Endite der ersten Maxillen.

- Ventrales Abdichten des Mundfeldes durch die oberen Endite der ersten Maxillipeden und der flügeltürförmigen Endopoditen der dritten Maxillipeden.
- Stopfen des Nahrungsbrockens in den Schlund durch die Mandibularpalpen sowie die unteren Endite der ersten Maxillipeden und der ersten Maxillen.
- Wegstrudeln von feinen abgerissenen Nahrungsbrocken durch Schlagen der Flagellen der Exopodite der drei Maxillipeden. Die übrigen Teile der Mundwerkzeuge sind am Bau des Respirationsapparates beteiligt. Der Endopodit des ersten und die Exopoditen der beiden ersten Maxillipeden bilden den ventralen Abschluß des Exhalationskanales, der bei den höheren Brachyuren lateral verlagert ist.

Die Gecarciniden zeigen keine großen Differenzierungen in der Bildung ihrer inneren Mundwerkzeuge. Die dritten Maxillipeden sind bei *Gecarcinus*, *Johngarthia* und *Gecarcoidea* lateral und distal vergrößert, wobei sich lateral ein Kanal zur Wasseraufnahme bildet. Die distale Verlängerung scheint mit der Rückgewinnung von Feuchtigkeit aus der ausgeatmeten Luft in Verbindung zu stehen und stellt wohl eine Anpassung an trockene Biotope dar.

4. Die Autotomie-Linie auf dem Basis-Ischium der Pereiopoden der Brachyuren entspricht der ehemaligen Gelenkebene Ischium-Praeischium. Die übrigen Nähte müssen als Dekalzifikationszonen gedeutet werden, die bei der Häutung der terminal dickeren Extremitäten funktionell bedeutungsvoll sind.

Die Beingliederung der Gecarcinidae ist einheitlich. Der Merus ist bei den P/2-5 gegen das Basis-Ischium frei beweglich.

5. Die Gliederung des Stammskeletts des Kopfes ist bei den Gecarcinidae einheitlich. Bei *Gecarcinus*, *Johngarthia* und *Gecarcoidea* besteht eine Tendenz zum Abbau der Mundfeld-Vorderrandkante und zur Verlängerung des Epistoms nach vorne, wobei das Proepistom sich immer mehr unter die Stirn schiebt. Diese Entwicklung wird bei *Gecarcoidea* begonnen und innerhalb der beiden anderen Gattungen parallel fortentwickelt. Sie geht einher mit der distalen Verlängerung der dritten Maxillipeden.

6. Das Zwischendach („lame de jonction" von DRACH 1939) des Endophragmalsystems der Brachyuren besteht immer abwechselnd aus den fest miteinander verwachsenen Auswüchsen der Endopleurite und Endosternite. Die Vorstellung von DRACH (1939) über deren Bildung ist irrig.

Das Sagittalapodem ist Insertionsstelle des Musculus promotor coxae (zum Teil) und des Musculus depressor basipoditis. Seine Größe ist somit von der Mächtigkeit dieser beiden Muskeln (besonders des zweiten) abhängig, womit die Beziehungen dieser Struktur zum Bewegungsapparat deutlich werden.

Die Verbreiterung des hinteren Teils des Sternums, die bei den Krabben einen allgemeinen Evolutionstrend darstellt, führt zur Verlagerung des Schwerpunktes des Tieres nach hinten, was wiederum statisch sehr viel günstiger ist und daher die „Stehmuskulatur" (Adduktoren bzw. Depressoren der Pereiopoden, insbesondere Depressor basipoditis) von einem Teil ihrer Haltefunktion entlastet. Das Ergebnis dieser Evolution ist somit eine Effizienzsteigerung im Bewegungsapparat.

Der pleurale Teil des Endophragmalsystems der Gecarcinidae entspricht dem bei den Brachyura üblichen und kaum abgewandelten Muster. Die Endoster-

nite erreichen bei keiner Gattung die Mittellinie des Sternums. Das Sagittalapodem ist bei *Cardisoma* in den Thorakalsegmenten VI-VIII ausgebildet, bei allen anderen Gattungen ist es im VI. Thorakalsegment abgebaut und im VIII. geöffnet, so daß es nur noch im VII. plattenförmig ist. Somit repräsentiert *Cardisoma* den plesiomorphen Zustand.

7. Bei allen Gecarcinidae ist die männliche Geschlechtsöffnung sternal und das Vas deferens läuft direkt auf sie zu ohne einen Umweg über die Coxa zu machen. Die Geschlechtsöffnung ist bei den Gattungen in folgender Reihenfolge immer stärker von der Coxa entfernt: *Cardisoma*; *Discoplax*; *Epigrapsus*; gleichwertig: *Gecarcinus*, *Johngarthia*, *Gecarcoidea*.

8. Die Selektion greift an den Gonopoden vorwiegend im Sinne der Funktionerhaltung (möglichst verlustlose Übertragung von Sperma) an, ökologische Gegebenheiten spielen keine Rolle. Damit wird deutlich, daß es sich bei ihnen um konservative Strukturen handelt, deren grundsätzliche Umkonstruktion nur durch tiefgreifende Veränderungen im thorakalen Bereich erzwungen wird. Diese Argumentation belegt die fundamentale Bedeutung dieser Merkmale zur Ermittlung verwandtschaftlicher Beziehungen.

Die Torsion der Gonopoden der sternitremen Brachyuren ist eines der wichtigsten Gonopoden-Merkmale und hat ihre Ursache darin, daß die distale Spitze des Organs der Drehung der Basis bei Eindrückung der sterno-abdominalen Kavität nicht unbeschränkt folgen kann, sofern sie durch Verhakungsmechanismen mit der weiblichen Geschlechtsöffnung übereinstimmen muß. Torsion ist somit ein apomorpher Zustand, der von der Veränderung der Körperkonstruktion abhängt.

Die Torsion der Gonopoden ist innerhalb der Gecarcinidae nicht einheitlich. Bei *Epigrapsus* macht die dorsal beginnende Rinne eine Dreiviertel-Drehung und endet lateral. Alle übrigen Gattungen weisen höchstens eine Viertel-Torsion auf, die bei *Cardisoma* am schwächsten ist.

9. Die weiblichen Geschlechtsöffnungen der Gecarcinidae sind nach dem „konkaven Typ" (HARTNOLL 1968) gebaut und weisen ein Operculum auf. Der Innenrand der Vagina ist unverkalkt und damit biegsam, er bildet nach innen eine Längsapophyse an der die Vaginalmuskulatur angreift, deren Funktion es ist, die Vagina samt Operculum vor der Kopulation bzw. Eiablage zu öffnen. Der Außenrand ist kalzifiziert und starr, wodurch eine Verformung dieses Teils bei Kontraktion der Vaginalmuskulatur vermieden wird. Die Übergangsgebiete vom Innen- auf den Außenrand sind meist verkalkt und werden bei vorhandener Paarungsstimmung selektiv dekalzifiziert. Erst dann ist das Operculum beweglich und die Vagina zu öffnen.

Der spezielle Bau der Vulva entspricht dem Aufbau der jeweiligen Gonopoden. Die Torsion des Vulvarschlitzes ist somit bei *Epigrapsus* am stärksten und bei *Cardisoma* am schwächsten.

B. Systematische Ergebnisse:

Innerhalb der Gecarcinidae lassen sich auf Grund der vorgenannten morphologischen Ergebnisse sechs Gattungen abgrenzen, die sich folgendermaßen gruppieren lassen:

Epigrapsus nimmt eine recht isolierte Stellung ein und läßt sich an keine der übrigen Gruppen anschließen.

Cardisoma und *Discoplax* bilden eine homogene Gruppe (*Cardisoma*-Gruppe), die als relativ monophyletisch angesehen werden kann. In der

Konstruktion des Bewegungsapparates ist die erste Gruppe plesio- und die zweite apomorph.

Gecarcinus, *Johngarthia* und *Gecarcoidea* bilden eine homogene Gruppe, für die ebenfalls eine relative Monophylie angenommen werden kann (*Gecarcinus*-Gruppe). Die Gattungen haben gleichen morphologischen Abstand zueinander, so daß eine Untergruppierung unmöglich ist. In vieler Hinsicht ist *Gecarcoidea* die ursprünglichste der drei Gattungen.

C. Taxonomische Ergebnisse:

1. Die in dieser Arbeit abgegrenzten Arten stellen mit höchster Wahrscheinlichkeit Biospezies dar. Dafür sprechen neben grundlegenden Unterschieden in der Morphologie der Gonopoden strikte Allopatrie bzw. ökologische Separation.

2. Die Gattung *Cardisoma* umfaßt vier Arten, die strikt allopatrisch sind: *armatum* (Westafrika), *carnifex* (Indopazifik), *crassum* (Ostpazifik), *guanhumi* (Westatlantik).

   Zu *C. carnifex* gehören als Synonyme: *Cardisoma obesum*, *Cardisoma urvillei* und *Perigrapsus excelsus*.

   Zu *C. crassum* gehört als Synonym: *Cardiosoma latimanus*.

   Zu *C. guanhumi* gehören als Synonyme: *Ocypode gigantea*, *Cardisoma quadrata* und *Cardisoma diurnum*.

3. Die Gattung *Discoplax* umfaßt drei Arten, die ökologisch separiert zu sein scheinen und alle an indopazifischen Küsten vorkommen: *hirtipes*, *longipes*, *rotundum*.

   Zu *C. rotundum* gehören als Synonyme: *Cardisoma frontalis* und *Discoplax pagenstecheri*. *Gecarcinus hirtipes* LAMARCK, die vermutlich auch hierher gehört, ist

kürzlich von der „Internationalen Kommission für zoologische Nomenklatur" auf den offiziellen Index gesetzt worden und nicht mehr verfügbar.

4. Die Gattung *Gecarcinus* umfaßt zwei amerikanische Arten, die ökologisch separiert sind: *lateralis* und *ruricola*.

   Zu *G. lateralis* gehören als Synonyme: *Gecarcinus quadratus* und *Gecarcinus depressus*. Damit umfaßt die Art auch die pazifisch-amerikanischen Vertreter, die sich weder morphologisch noch biochemisch abtrennen lassen.

   Zu *G. ruricola* gehört als Synonym: *Ocypode tourlourou*. Die Kennzeichnung erfolgt am besten durch den charakteristischen Bau der Mxp/3, andere Merkmale sind irreführend. Daher ist es auch das beste, die SLOANEsche Abbildung als Lectotypus zu wählen, da sie die charakteristischen Mxp/3 zeigt.

5. Die Gattung *Johngarthia* umfaßt vier vermutlich strikt insulare und allopatrische Arten: *lagostoma* (Südatlantik: Ascencion, Trindade, Fernando de Noronha, Atol das Rocas), *malpilensis* (Ostpazifik: Insel Malpelo), *planatus* (Ostpazifik: Mexiko, Revilla Gigedos, Clipperton-Atoll), *weileri* (Ostatlantik: Inseln des Golfs von Guinea). Alle diese Arten sind miteinander sehr nahe verwandt und unterscheiden sich nicht sehr stark.

   Der Locus typicus von *J. lagostoma* („Australasie") ist falsch und beruht auf einer Verwechslung.

   Zu *J. planatus* gehört als Synonym: *Gecarcinus digueti*.

6. Die Gattung *Gecarcoidea* umfaßt zwei strikt insulare und allopatrische Arten: *lalandii* (Indopazifische Inselwelt östlich einer Linie vom Sunda-Graben bis Kalkutta), *natalis* (Indischer Ozean: Christmas Island und Cocos-Keeling-Island).

Zu *G. lalandii* gehören als Synonyme: *Hylaeocarcinus humei*, *Limnocarcinus intermedius*, *Pelocarcinus cailloti* und *Pelocarcinus marchei*.

Der Locus typicus von *G. lalandii* („Brasilien") ist fehlerhaft und beruht auf einer Verwechslung.

7. Die Gattung *Epigrapsus* umfaßt zwei indopazifische Arten: *notatus* (Nikobaren bis Südsee) und *politus* (Malediven und Chagos-Archipel bis Südsee).

   Zu *E. notatus* gehören als Synonyme: *Mystacocarcinus crenidens*, *Epigrapsus notatus punctatus* und *Epigrapsus wolfi*. Erstere und letztere sind große männliche Tiere, die einige Sondermerkmale zeigen.

D. Paläontologische Ergebnisse:

1. Der von RATHBUN (1918b) mit dem Namen *Cardisoma guanhumi* belegte Scherenfinger aus dem Pliozän von Panama ist im Detail identisch mit dem Scherenfinger eines rezenten Exemplars, so daß nicht ausgeschlossen werden kann, daß er zu dieser Art gehört. Allerdings wäre das Vorkommen eines entsprechend gestalteten Scherenfingers bei einer ähnliche Nahrung aufnehmenden und grabfähigen Art vorstellbar.

2. *Cardisoma planum* RATHBUN 1945 (1 Scherenfinger aus dem Pliozän der Fidschi-Inseln) ist kein Angehöriger der Gecarcinidae, da der Finger zu einer mahlenden bißstarken Schere gehört. Dieses Fossil ist somit ein „Brachyuridarum gen. et sp. indet."

3. Aus diesen Ergebnissen folgt, daß die Gecarciniden fossil nur mit einem zweifelhaften Rest aus dem Pliozän Panamas nachgewiesen sind.

7. Schriften.

ABRAHAMCZIK-SCANZONI,H.(1942): Beiträge zur Kenntnis der Muskulatur und des Innenskeletts der Krabben. -- Zool.Jb.Anat.Ontog., 67: 293-380, Abb.1-68. Jena.

ALBRECHT,H.(1981): Zur Deutung der Carapaxfurchen der Astacidea (Crustacea, Decapoda). -- Zool.Scripta, 10: 265-271, Abb.1-6. Stockholm.

ALCOCK,A.(1900): Materials for a carcinological Fauna of India. No.6. The Brachyura Catometopa, or Grapsoidea. -- J.asiat.Soc. Bengal, 69(2): 279-456. Calcutta.

BALSS,H.(1940): Decapoda - Erforschungsgeschichte. In: BRONN,H.G. [Hrsg.]: Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 5(I,7,1): 1-22, Abb.1-6. Leipzig.

- - - (1940-1944): Decapoda - Morphologischer Teil. In: BRONN,H.G.[Hrsg.]: Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 5(I,7,1-5): 22-669, Abb.7-740. Leipzig. [Lief.1: S.1-160, 1940; Lief.2: S.161-320, 1941; Lief.3: S.321-480, 1944; Lief.4: S.481-576, 1944; Lief.5: S.577-670, 1944.]

- - - (1957): Decapoda - Systematik. In: BRONN,H.G. [Hrsg.]: Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 5(I,7,12): 1505-1672, Abb.1131-1199. Leipzig.

BERKELEY,A.A.(1928): The Musculature of *Pandalus danae* STIMPSON. -- Trans.canad.Inst., 16: 181-231, Taf.1-8. Toronto.

BLISS,D.(1968): Transition from Water to Land in Decapod Crustaceans. -- Amer.Zool., 8(3): 355-392, Abb.1-21. Utica, New York.

BOAS,J.E.V.(1880): Studier over Decapodernes Slaegtskabsforhold. -- Vidensk.Selsk.Skr.naturv.math.Afd., (6)1: 25-210, Taf. 1-7. Kjøbenhavn.

BONIK,K.(1981): Evolutionstheorie und Systematik: Versuch einer Synthese. -- Aufs.Red.senckenb.naturf.Ges., 30: 1-106, Abb.1-5. Frankfurt a.M.

BORRADAILE,L.A.(1907): On the Classification of Crustaceans. -- Ann.Mag.nat.Hist., (7)19: 457-486. London.

- - - (1922): On the Mouth-Parts of the Shore Crab (*Carcinus maenas*). -- J.linn.Soc.London Zool., 35: 115-142, Taf.10-11. London.

- - - (1926): Note upon Crustacean Limbs. -- Ann.Mag.nat.Hist., (9)17: 193-213, Taf.7-10. London.

BOSC,L.A.G.(1801-1802): Histoire naturelle des Crustacés contenant leur Description et leur Moeurs, 1-2. Paris.

BOTT,R.(1970): Die Süßwasserkrabben von Europa, Asien, Australien und ihre Stammesgeschichte. -- Abh.senckenb.naturf.Ges., 526: 1-338, Abb.1-8, Taf.1-58, Karte 1. Frankfurt a.M.

- - - (1972): Stammesgeschichte und geographische Verbreitung der Süßwasserkrabben. -- Natur und Museum, 102(2): 64-77, Abb.1-9. Frankfurt a.M.

BRIGHT,D.B.(1966): The Land Crabs of Costa Rica. -- Rev.Biol.trop., 14(2): 183-203, Abb.1-8. San José.

BRIGHT,D.B. & HOGUE,C.L.(1972): A Synopsis of the burrowing Land Crabs of the World and List of their Arthropod Symbionts and Burrow Associates. -- Contrib.Sci.Los Angeles County Mus., 220: 1-58. Los Angeles.

BROWNE,P.(1756): The civil and natural History of Jamaica. In three Parts. Containing I. An accurate Description of that Island, its Situation and Soil; with a brief Account of its former and present State, Government, Revenues, Produce and Trade. II. A History of the natural Productions including the various Sorts of native Fossils; perfect and imperfect Vegetables; Quadrupeds, Birds, Fishes, Reptiles and Insects; with their

Properties and Uses in Mechanics, Diet and Physic. III. An Account of the Nature of Climates in general, and their different Effects upon the human body; with a Detail of the Diseases arising from this Source, particularly within the Tropics. In three Dissertations. 2 + VIII + 503 S., 49 Taf., 2 Karten. London.

BUDDENBROCK,W.VON(1948): Physiologie der Dekapoden. In: BRONN,H.G. [Hrsg.]: Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 5(I,7,7): 862-1150, Abb.842-1005. Leipzig.

CASTRO,A.LEMOS DE (1962): Sobre os Crustacéos referidos por MARCGRAVE em sua "Historia naturalis Brasiliae" (1648). -- Arq.Mus.nacion., 52: 37-51, Taf.1-4. Rio de Janeiro.

CATESBY,M.(1730-1747): The natural History of Carolina, Florida, and the Bahama Islands: containing the Figures of Birds, Beasts, Fishes, Serpents, Insects, and Plants: particularely the Forest-Trees, Shrubs, and other Plants, not hitherto described, or very incorrectly figured by the Authors. Together with their Description in English and French. To which are added, Observations on the Air, soil, and Waters: with Remarks upon Agriculture, Grain, Pulse, Roots & c., 2: 1-2, 1-100, 1-20, 1-8, Taf.1-100, 1-20. London.
[Publikationsdaten von Vol.2 nach STEARN 1958: Part 6: Taf.1-20, 1734; Part 7: Taf.21-40, 1734; Part 8: Taf.41-60, 1736; Part 9: Taf.61-80, 1738; Part 10: Taf.81-100, 1743: Appendix: Taf.1-20, 1747. - Parts 1-5 befinden sich in Vol.1.]

CHACE,F.A. & HOBBS,H.H.(1969): Bredin-Archbold-Smithsonian biological Survey of Dominica. The freshwater and terrestrial Decapod Crustaceans of the West Indies with special Reference to Dominica. -- Bull.U.S.nation.Mus., 292: 1-258, Abb.1-76, Taf.1-5. Washington.

COCHRAN,D.M.(1935): The sceletal Musculature of the Blue Crab, *Callinectes sapidus* RATHBUN. -- Smithson.misc.Coll., 92(9): 1-76, Abb.1-30. Washington.

CRANE,J.(1975): Fiddler Crabs of the World. Ocypodidae: Genus *Uca*. XXIII + 736 S., 101 Abb., 21 Karten, 50 Taf., 24 Tab. Princeton, New Jersey.

DANA,J.D.(1851): Conspectus Crustaceorum quae in Orbis Terrarum Circumnavigatione, CAROLO WILKES e Classe Reipublicae Foederatae Duce, lexit et descripsit. Crustacea Grapsoidea. -- Proc.Acad.nat.Sci.Philadelphia, 5: 247-254. Philadelphia.

- - - (1852): Crustacea. -- United States exploring Expedition during the Years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842. Under the Command of CHARLES WILKES U.S.N., 13: VIII + 1618 S., 1 Karte. Philadelphia.

- - - (1855): Atlas Crustacea. -- United States exploring Expedition during the Years 1838, 1839, 1840, 1841, 1842. Under the Command of CHARLES WILKES U.S.N. Philadelphia.

DARWIN,C.(1859): On the Origin of Species by Means of natural Selection, or the Preservation of favoured Races in the Struggle for Life. London.

DESMAREST,A.G.(1823): Malacostracés. -- Dictionnaire des Sciences naturelles, dans lequel on traite méthodiquement des différents êtres de la Nature, considérés soit en eux-mêmes, d'après l'état actuel de nos connoissances, soit relativement à l'Utilité qu'en peuvent retirer la Médicine, l'Agriculture, le Commerce et les Arts. Suivi d'une Biographie des plus célèbres Naturalistes. Ouvrage destiné aux Médecins, aux Agriculteurs, aux

Commercans, aux Artistes, aux Manufacturiers, et à tous ceux qui ont intérêt à connoître les Productions de la Nature, leurs Caractères génériques et spécifiques, leur lieu natal, leurs Propriétés et leurs Usages, 28. Strasbourg & Paris.

DESMAREST,A.G.(1825): Considérations générales sur la Classe des Crustacés, et Description des Espèces de ces Animaux, qui vivent dans la Mer, sur les Côtes, ou dans les Eaux douces de la France. XIX + 447 S., 5 Falttafeln, 56 Tafeln. Strasbourg.

DRACH,P.(1939): Mue et Cycle d'Intermue chez les Crustacés Décapodes. -- Ann.Inst.oceanogr., (N.S.)19(3): 103-391, Abb.1-13, Tab.1-69, Taf.2-7. Paris.

EDNEY,E.B.(1960): Terrestrial Adaptations. In: WATERMAN,T.H. [Hrsg.]: The Physiology of Crustacea, 1: 367-393, Abb.1-7. New York, San Francisco, London.

FEUILLÉE,L.(1725): Journal des Observations physiques, mathématiques et botaniques faites par l'Ordre du Roy sur les Côtes orientales de l'Amérique meridionale, & dans les Indes occidentales, depuis l'Année 1707 jusques en 1712, 2: I-VI, 503-768, Taf.1-49.Paris.

FIMPEL,E.(1975): Phänomene der Landadaptation bei terrestrischen und semiterrestrischen Brachyura der brasilianischen Küste (Malacostraca, Decapoda). -- Zool.Jb.Syst., 102: 173-214, Abb.1-3. Jena.

FÖRSTER,R.(1967): Die reptanten Dekapoden der Trias. -- N.Jb.Geol. Paläontol.Abh., 128(2): 136-194, Abb.1-17, Taf.9-12. Stuttgart.

FRETTER,V. & GRAHAM,A.(1976): A functional Anatomy of Invertebrates. VIII + 589 S., 212 Abb. London, New York, San Francisco.

GEUS,A.(1975): Natürliche und künstliche Systeme in der Biologie des 18. und 19. Jahrhunderts. -- Aufs.Red.senckenb.naturf.Ges., 27: 7-15. Frankfurt a.M.

GLAESSNER,M.F.(1969): Decapoda. In: MOORE,R.C. [Hrsg.]: Treatise on Invertebrate Paleontology, (R)Arthropoda 4(2): 399-651, Abb.1-397. Lawrence, Kansas & Boulder, Colorado.

GMELIN,J.F.(1788): CAROLI A LINNÉ Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Caracteribus , Differentiis, Synonymis, Locis. Editio decima tertia, aucta, reformata, 1(5): 2225-3020. Lipsiae.

GRASSHOFF,M.(1976): Das „Konstruktionsniveau" in der Phylogenetik. -- Aufs.Red.senckenb.naturf.Ges., 28: 124-140, Abb.1-4. Frankfurt a.M.

GUDGER,E.W.(1914): GEORG MARCGRAVE. -- Zool.Ann., 6: 1-31. Würzburg.

GUINOT,D.(1968): Recherches préliminaires sur les Groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyoures. V. Etablissement d'un caractère évolutif: l'Articulation ischio-mérale des Chelipèdes. -- Bull.Mus.nation.Hist.nat., (2)40(1): 149-166, Abb.1-19, Taf.1. Paris.

- - - (1969): Recherches préliminaires sur les Groupements naturels chez les Crustacés Décapodes Brachyoures. VII. Les Goneplacidae. -- Bull.Mus.nation.Hist.nat.,(2)41:241-265, 507-528, 688-724, Abb.1-146, Taf.1-5. Paris.

- - - (1979): Morphologie et Phylogenèse des Brachyoures. -- Mém.Mus. nation.Hist.nat., (N.S.)(A), 112: 1-354, Abb.1-70, Taf.1-27. Paris.

GUTMANN,W.F. & BONIK,K.(1981a): Kritische Evolutionstheorie. Ein Beitrag zur Überwindung altdarwinistischer Dogmen. 227 S., 43 Abb. Hildesheim.

- - - (1981b): HENNIGs Theorem und die Strategie des stammesgeschichtlichen Rekonstruierens. Die Agnathen-Gnatostomen-Beziehung als Beispiel. -- Paläontol.Z., 55(1): 51-70, Abb.1-4. Stuttgart.

HAAN,W.DE(1833-1850): Crustacea. In: SIEBOLD, P.F.VON [Hrsg.]: Fauna japonica sive Descriptio Animalium, quae in Itinere per Japoniam, Jussu et Auspiciis superiorum, qui Summum in India Batava Imperium tenent, suspecto, Annis 1823-1830 collegit, Notis, Observationibus et Adumbrationibus illustravit. XVII + XXXI + IX-XVI + 243 S., Taf. A-J, L-Q, 1-55. Lugduni Batavorum.

HAGEN,H.O.VON (1970): Zur Deutung langstieliger und gehörnter Augen bei Ocypodiden (Decapoda, Brachyura). -- Forma et Functio, 2: 13-57, Abb.1-16. Braunschweig.

HANSEN,H.J.(1925): Studies on Arthropoda. II. Crustacea. 176 S., 8 Taf. København.

HARTNOLL,R.G.(1965): Notes on the marine Grapsid Crabs of Jamaica. -- Proc.linn.Soc.London, 176: 113-147, Abb.1-16. London.

- - - (1968): Morphology of the genital Ducts in female Crabs. -- J.linn.Soc.London Zool., 47: 279-300, Abb.1-14. London.

HERBST,J.F.W.(1782-1804): Versuch einer Naturgeschichte der Krabben und Krebse nebst einer systematischen Beschreibung ihrer verschiedenen Arten. 1-3. Berlin & Stralsund.

HIATT,R.W.(1948): The Biology of the lined Shore Crab, *Pachygrapsus crassipes* RANDALL. -- Pacif.Sci., 2: 135-213, Abb.1-18, Taf.1-2. Honolulu, Hawaii.

HILGENDORF,F.(1888): Bemerkungen über die Morphologie der Augenhöhle von *Gecarcinus* und über eine neue verwandte Gattung *Mystacocarcinus*. -- Sitz.-Ber.Ges.naturf.Fr.Berlin, 1888: 26-29, Abb.A-D. Berlin.

HOLTHUIS,L.B.(1959): Notes on pre-linnean Carcinology (including the Study of Xiphosura) of the Malay Archipelago. In: WIT,H.C.D.DE [Hrsg.]: RUMPHIUS Memorial Volume: 63-125. Baarn.

- - - (1969): ALBERTUS SEBA's „Locupletissimi Rerum naturalium Thesauri..." (1734-1756) and the „Planches de SEBA" (1827-1831). -- Zool.Meded., 43(19): 239-252, Taf.1-3. Leiden.

HOUTTUYN,M.(1769): Vervolg en Besluit der Insekten. In: Natuurlijke Historie of uitvoerige Beschryving der Dieren, Planten en Mineraalen, volgens het Samenstel von den Heer LINNAEUS, 1(13): 1-6, 1-534, 1-10, Taf. 99-106. Amsterdam.

JONES,D.A.(1972): Aspects of the Ecology and Behaviour of *Ocypode ceratophthalmus* (PALLAS) and *O. kuhlii* DE HAAN (Crustacea: Ocypodidae). -- J.exp.mar.Biol.Ecol., 8: 31-43, ABb.1-5. Amsterdam.

KEYE,O.(1659): Het waere Onderscheyt tusschen Koude en Warme Landen, Aengewesen In de Nootsakelijckheden die daer vereyscht worden, Ten I. Om beyde die Landen to konnen bewoonen. Ten II. Tot de Culture van die selve Landen. Ende Ten III. In de ongemeene groote voordeelen, dewelcke de Warme Landen, door middel van hare Vruchten, boven de Koude Landen, op-brengen. Voorgestelt en vergeleken met Nieu-Nederlandt, als sijnde een koudt Landt en Guajana sijnde een Warm Landt, en beyde gelegen in America, doch onder een besonder Climaet, en dat by gelegenheydt van de bevolckinge dewelcke tegenwoordig in beyde die gewesten wort gedaen. Op dat, daer door alle Patroonen mogen onderregt worden in wat Landen sy hare Colonijen met de minste onkosten, ende de spoedichste en grootste profijten konnen leggen: als mede, Op dat alle Luyden dewelcke haer, ofte uyt noot, ofte op hope van groote winsten te doen, met 'er woon na alsulcke Nieuwe Landen willen begeven daer uyt mogen bekennen, in welcke van beyde Landen, het voor haer het ghemackelijckste

sal sijn te leven, en waer inne zy de spoedigste, grootste en verseekerste profijten sullen konnen doen. - 16 + 178 + 4 S. s'Gravenhage.

KEYE,O.(1667): Beschryvinge Van het Heerlijcke ende Gezegende Landt Guajana, Waer inne gelegen is de seer voorname Lant-streke genaemt Serrenamme, Die jegenwoordigh beseten wort by den Staet van de Vereenighde Nederlantsche Provintien. Mitsgaders Aenwysinge Van de groote Vermaeckelijckheden, Vordeelen, ende Rijckdommen die aldaer, ten reguarde van andere Landen, te verkrijgen en te genieten zijn. 10 + 178 + 4 S. s'Gravenhage.

LABAT,P.(1724): Nouveau Voyage aux Iles de l'Amerique contenant l'Histoire naturel de ces Pays, l'Origine, les Moeurs, la Religion & le Gouvernement des Habitants anciens & modernes: les Guerres & les Evenements singuliers qui y sont arrivez pendant le long séjour que l'Auteur y a fait: le Commerce et les Manifactures qui y sont établies, & les moyens de les augmenter, 1. XI + 175 + 360 S. [part 1 und 2 getrennt paginiert], 2. 120 S. La Haye.

LAMARCK,J.B.P.A.DE (1801): Systême des Animaux sans Vertèbres ou Tableau général des classes, des ordres et des genres de ces animaux; présentant leurs caractères essentiels et leur distribution, d'après la considération de leurs rapports naturels et de leur organisation et suivant l'arrangement établi dans les galeries du Muséum d'Hist. Naturelle, parmi leur dépouilles conservées; précédé du discours d'ouverture du Cours de Zoologie, donné dans le Muséum National d'Histoire Naturelle l'an 8 de la République. - VIII + 432 S. Paris.

- - - (1818): Histoire naturelle des Animaux sans Vertèbres, présentant les caractères généraux et particuliers de ces animaux, leur distribution, leurs classes, leurs familles, leur genres, et la citation des principales espèces qui s'y rapportent; précédée d'une Introduction offrant la Determination des caractères essentiels de l'Animal, sa distinction du végétal et des autres corps naturelles, enfin, l'Exposition des Principes fondamentaux de la Zoologie, 5: 1-612. Paris.

LATREILLE,P.A.(1802-1803): Histoire Naturelle, générale et particulière des Crustacés et des Insectes; Ouvrage faisant suite à l'Histoire Naturelle générale et particulière, composée par LECLERC DE BUFFON, et rédigée par C.S.SONNINI, membre de plusiers Sociétés savantes, 6. Paris.

- - - (1817): Les Crustacés, les Arachnides et les Insectes. -- In: CUVIER,G.: Le Règne Animal distribué d'après son Organisation, pour servir de Base à l'Histoire Naturelle des Animaux et d'Introduction à l'Anatomie comparée. 3. Paris.

LEY,W.(1929): KONRAD GESNER, Leben und Werk. -- Münchener Beitr.Gesch. Lit.Naturw.Med., 15/16. VIII + 154 S., 5 Abb. München

LINNAEUS,C.(1758): Systema Naturae per Regna Tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis, (10)1: 824 + III S. Holmiae.

- - - (1763): Centuria Insectorum, Quam, Praeside D.D.CAR.VON LINNÉ, Proposuit BOAS JOHANNSON, Calmariensis. In: LINNAEUS,C.: Amoenitates Academicae; seu Dissertationes variae physicae, medicae, botanicae, Antehac seorsim editae nunc collectae & auctae, 6: 384-415. Holmiae.

LINNAEUS,C.(1767): Systema Naturae per Regna Tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis, (12)1(2): 533-1327 + 33 S. Holmiae.

LIST,T.(1895): Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat der Arthropoden. 2. Teil: Die Decapoden. -- Mitt.zool. Stat.Neapel, 12: 74-168, Abb.1-9, Taf.4-6. Leipzig.

LUTHER,W. & FIEDLER,K.(1967): Die Unterwasserfauna der Mittelmeerküsten. Ein Taschenbuch für Biologen und Naturfreunde. 2. Aufl. Hamburg u. Berlin.

MARCGRAV,G.(1648): Historiae Rerum Naturalium Brasiliae. Libri octo: Quorum tres priores agunt de Plantis. Quartus de Piscibus. Quintus de Avibus. Sextus de Quadripedibus, et Serpentibus. Septimus de Insectis. Octavus de ipsa Regione, et illus Incolis. Cum Appendice de Tapuyis, et Chilensibus. In: PISO.G: & MARCGRAV,G.: Historia Naturalis Brasiliae, Auspicio et Beneficio Illustris. I. Mauritii Com. Nassau illius Provinciae et Maris summi Praefecti adornata, in qua non tantum Plantae et Animalia, sed et Indigenarum morbi, ingenia et mores describuntur et Iconibus supra quingentas illustrantur, 2: 1-293. Lugduni Batavorum & Amstelodami.

MAYR,E.(1974): Cladistic Analysis or cladistic Classification. -- Z.zool.Syst.Evolutionsforsch., 12: 95-128. Hamburg u. Berlin.

- - - (1975): Grundlagen der zoologischen Systematik (übersetzt und bearbeitet von O.KRAUS). 370 S. Hamburg u. Berlin.

- - - (1981): Biological Classification: Toward a Synthesis of Opposing Methodologies. -- Science, 214: 510-516. Washington D.C.

MILNE-EDWARDS,H.(1834-1840): Histoire naturelle des Crustacés, comprenant l'Anatomie, la Physiologie et la Classification de ces Animaux, 1-3, Atlas. Paris.

- - - (1851): Observations sur le squelett tégumentaire des Crustacés Décapodes et sur la morphologie de ces animaux. -- Ann.Sci.nat. (Zool.), (3)16: 221-291, Taf.8-11. Paris.

- - - (1853): Mémoire sur la Famille des Ocypodiens. -- Ann. Sci.nat. (Zool.), (3)20(4): 163-228, Taf.6-11. Paris.

MÜLLER,P.L.STATIUS (1775): Von den Insekten. Des Ritters CARL VON LINNE Königlich Schwedischen Leibarztes & c. & c. vollständiges Natursystem nach der zwölften lateinischen Ausgabe und nach Anleitung des holländischen HOUTTUYNischen Werks mit einer ausführlichen Erklärung ausgefertigt. 5(2): 12 + 761-1066 + 102 S., Taf.23-36. Nürnberg.

NETZ,W.(1917): Das Skelett des Flußkrebses (*Potamobius astacus* LEACH). 108 S., 38 Abb. - Diss. Marburg.

OLTHOF,H.J.(1936): Über die Luftatmung von *Eriocheir sinensis* H.MILNE-EDWARDS. -- Z.vergl.Physiol., 23: 293-300, Abb.1-2. Berlin.

ORTMANN,A.(1894): Die Decapoden-Krebse des Strassburger Museums mit besonderer Berücksichtigung der von Herrn Dr. DÖDERLEIN bei Japan und bei den Liu-Kiu-Inseln gesammelten und zur Zeit im Strassburger Museum aufbewahrten Formen. VIII. Theil. Abtheilung: Brachyura (Brachyura genuina BOAS) III. Unterabtheilung: Cancroidea, 2. Section Cancrinae, 2. Gruppe: Catametopa. -- Zool.Jb.Syst., 7: 683-772, Taf.23. Jena.

- - - (1897): Carcinologische Studien. -- Zool.Jb.Syst., 10: 258-372, Taf. 17. Jena.

PEARSON,J.(1908): L.M.B.C. Memoirs No XVI. *Cancer* (the edible Crab). -- Proc.Trans.Liverpool biol.Soc., 22: 291-499, Abb.1-13, Taf.1-13. Liverpool.

PETERS,D.S.(1976): Evolutionstheorie und Systematik. -- J. Ornithol., 117(3): 329-344. Berlin.

PISO,G.(1658): De Indiae Utrisque re Naturali et Medica. XII + 332 + 160 S. Amstelaedami.

PRETZMANN,G.(1973): Grundlagen und Ergebnisse der Systematik der Pseudothelphusidae. -- Z.zool.Syst.Evolutionsforsch., 11(3): 196-218, Abb.1-31. Hamburg u. Berlin.

RATHBUN,M.J.(1918): Decapod Crustaceans from the Panama Region. In: VAUGHAN,T.W.: Contributions to the Geology and Palaeontology of the Canal Zone, Panama and geologically related Areas in Central America and the West Indies. -- Bull.U.S. nation.Mus., 103: 123-184, Taf.54-66. Washington.

- - - (1930): The Cancroid Crabs of America of the Families Euryalidae, Portunidae, Atelecyclidae, Cancridae and Xanthidae. -- Bull.U.S.nation.Mus., 152: I-XVI, 1-609, Abb.1-85, Taf.1-230. Washington.

- - - (1945): Decapod Crustacea. In: LADD,H.S. & HOFFMEISTER,J.E.: Geology of Lau, Fiji. -- Bull.BERNICE P.BISHOP-Mus., 181: 373-391, Taf.55-62. Honolulu.

ROCHEFORT,N.DE (1665): Histoire naturelle et morale des Iles Antilles de l'Amerique. Enrichie d'un grand nombre de belles Figures en taille douce, des Places & des Raretez les plus considérables, qui y son decrites, (ed.2): 32 + 583 + 15 S. Rotterdam.

RUMPHIUS,G.E.(1765): D'Amboinsche Rariteitkamer, Behelzende eene Beschryvinge van allerhande zoo weeke als harde Schaalvisschen, te weeten raare Krabben, Kreeften en diergelyke Zeedieren, als mede allerhande Mineralen, Gesteenten, en Soorten van Aarde die in d'Amboinsche , en zommige omleggende Eilanden gevonden worden. Verdeelt in drie Boeken. En met nodige Printverbeeldingen alle naar't leven getekent, voorzien. 28 + 340 S., 60 Taf. Amsterdam.

SACHS VAN LEWENHEIMB,P.J.(1665): Gammarologia sive Gammarorum vulgo Cancrorum Consideratio Physico-Philologico-Historico-Medico-Chymico, in qua Praeter Gammarorum singularem Naturam, Indolem & multivarium usum non minus riliquorum Crustaceorum instituitur Tractatio ad normam Collegii Naturae curiosorum, Plurimis Inventis Secretionibus Naturae Artisque Locupletata. 42 + 1040 S., 10 Taf. Frankofurti & Lipsiae.

SAKAI,K. & TÜRKAY,M.(1976): Bemerkungen zu einigen *Ocypode*-Arten (Crustacea: Decapoda). -- Senckenbergiana biol., 57(1/3): 81-96, Abb.1-16, Karte 1-2. Frankfurt a.M.

SCHÄFER,W.(1974): Objekt & Bild, Beiträge zu einer Lehre vom Museum. -- Kl.Senckenberg Reihe, 6. 290 S., 197 Abb. Frankfurt a.M.

SCHMIDT-NIELSEN,K.(1975): Physiologische Funktionen bei Tieren. VIII + 124 S., 55 Abb. Stuttgart.

SEBA,A.(1734-1765): Locupletissimi Rerum Naturalium Thesauri accurata Descriptio et Iconibus artificiosissimis expressio per universam Physices Historiam. 1-4. Amsterdam & Leiden. [Publikationsdaten nach HOLTHUIS 1969: Vol.I: 1734, Vol.II: 1735; Vol.III: 1759 [reprint: 1761]; Vol.IV: 1765.]

SECRETAN,S.(1972): L'évolution segmentaire squelettique des Crustacés supérieurs. -- Int.geol.Congr., 24(sect.7): 612-620. Montreal.

SLOANE,H.(1725): A Voyage to the Islands Madera, Barbadoes, Nieves, St.Christophers, and Jamaica, with the Natural History of the Herbs, Trees, Four-footed Beasts, Fishes, Birds, Insects, Reptiles, & c. of the last of those Islands. To which is prefix'd, an Introduction, wherein is an Account of the Inhabitants, Air, Waters, Diseases, Trade, & c. of that Place; with some Relations concerning the Neighbouring Continent, and Islands of America. 2. XVIII + 499 S., Taf.5-11. London.

TÜRKAY,M.(1970): Die Gecarcinidae Amerikas. Mit einem Anhang über *Ucides* RATHBUN (Crustacea: Decapoda). -- Senckenbergiana biol., 51(5/6): 333-354, Abb.1-11, Karte 1-2. Frankfurt a.M.

- - - (1973a): Die Gecarcinidae Afrikas (Crustacea: Decapoda). -- Senckenbergiana biol., 54(1/3): 81-103, Abb.1-18, Karte 1-2. Frankfurt a.M.

- - - (1973b): Die Besiedlung extremer Lebensräume durch dekapode Krebse mit besonderer Berücksichtigung der Tiefsee. -- Natur und Museum, 103: 65-68, 82-87, Abb.1-9. Frankfurt a.M.

- - - (1974): Die Gecarcinidae Asiens und Ozeaniens (Crustacea: Decapoda). -- Senckenbergiana biol., 55(4/6): 223-259, Abb.1-19, Karte 1-2. Frankfurt a.M.

- - - (1975a): Statement: Die Bedeutung des Gonopodenaufbaus für die Aufklärung verwandtschaftlicher Bezeihungen bei dekapoden Crustaceen. -- Aufs.Red.senckenb.naturf.Ges., 27: 114-115. Frankfurt a.M.

- - - (1975b): Zur Kenntnis der Gattung *Euchirograpsus* mit Bemerkungen zu *Brachygrapsus* und *Litocheira*. -- Senckenbergiana biol., 56(1/3): 103-132, Abb.1-32, Karte 1. Frankfurt a.M.

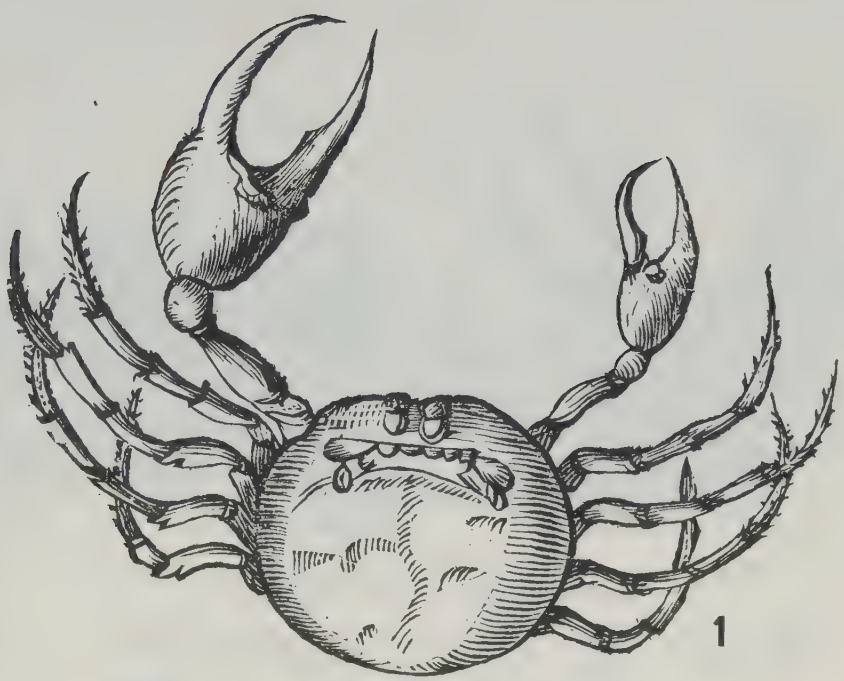
- - - (1983): On the systematic Position of an Australian Mangrove Crab *Heloecius cordiformis* (Crustacea: Decapoda: Brachyura). Mem.austral.Mus., 18: 107-111, Abb.1-3. Sydney.

WOOD,F.D. & WOOD,H.E.(1932): Autotomy in Decapod Crustacea. -- J.exp.Zool., 62: 1-55, Taf.1-3. Philadelphia.

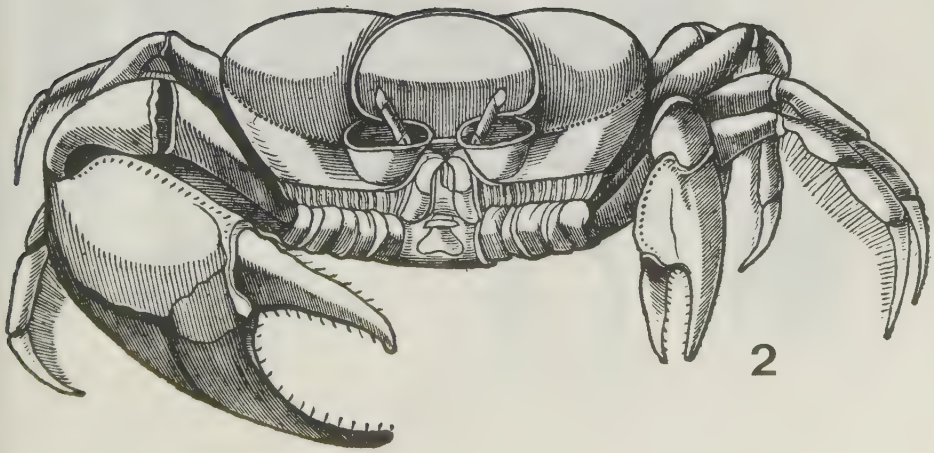
Anhang: Abbildungen.

Abb. 1. „Guanhumi Brasiliensibus" MARCGRAV (aus MARCGRAV 1648).

Abb. 2. „Uca Una Brasiliensibus" MARCGRAV (aus MARCGRAV 1648).



1



2

Abb. 3. „Cancer terrestris, cuniculos sub terra agens" SLOANE (aus SLOANE 1725).

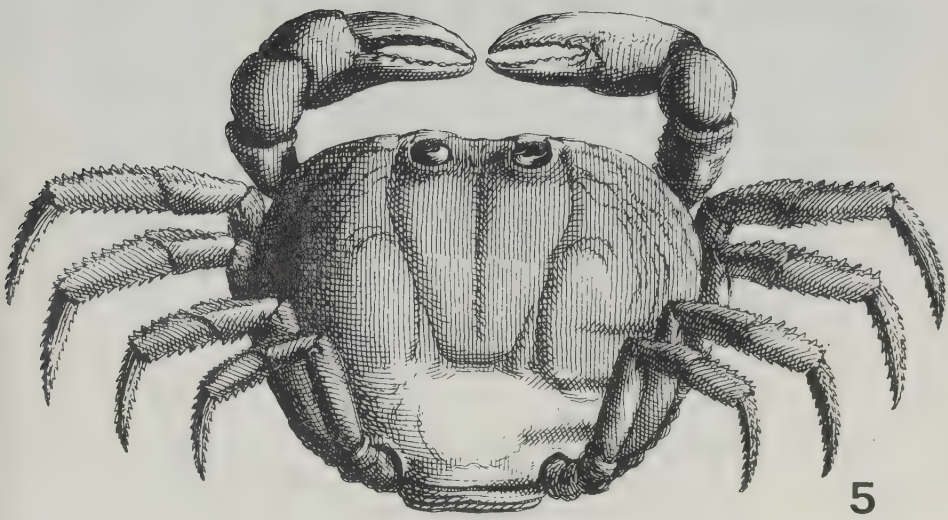
Abb. 4. „Cancer terrestris, cuniculos sub terra agens" CATESBY (aus CATESBY 1734).

3

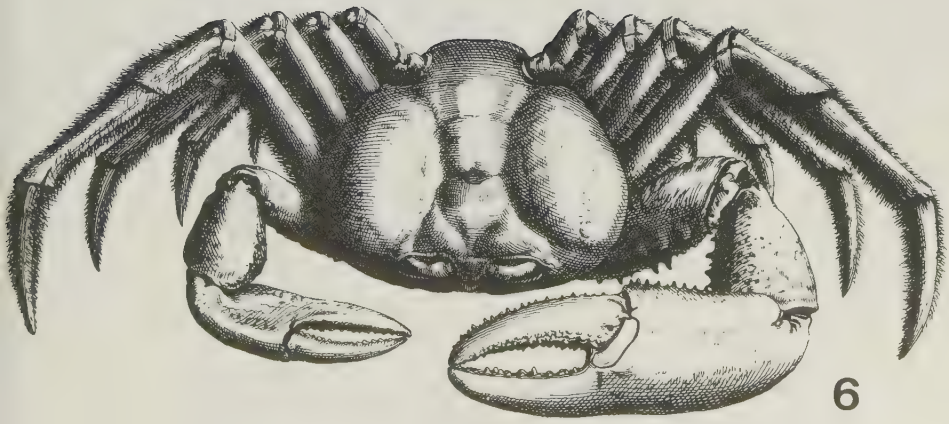
4

Abb. 5. „Cancer sulcatus, terrestris, sive montanus, Americanus" SEBA (aus SEBA 1759).

Abb. 6. „Cancer Pagurus, hirsutus, Americanus, pronus" SEBA (aus SEBA 1759).



5



6

Abb. 7. HENNIG-Schema, bei dem die Gruppen A, B und C relativ monophyletisch sind. Zulässig sind somit nur Klassifikationen, die A+B der Gruppe C gegenüberstellen. Die absoluten genealogischen Linien, die innerhalb der Bahnungen laufen, sind aus praktischen Gründen nicht zu entwirren.

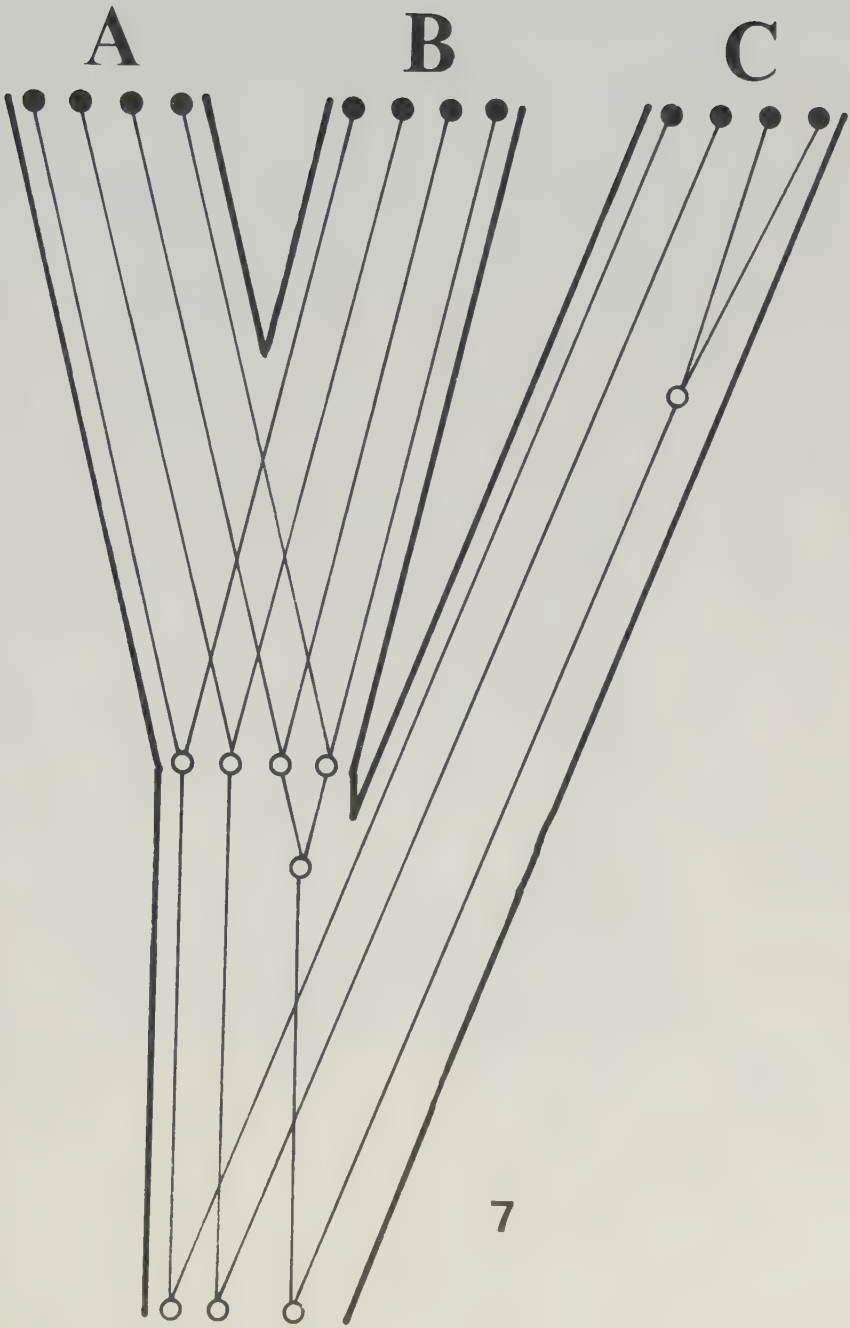

A
B
C

Abb. 8-13. Furchen und Regionen des Carapax bei

8: Portunidae (nach RATHBUN 1930, umgezeichnet und verändert).

9: Grapsidae (nach RATHBUN 1918, umgezeichnet und verändert).

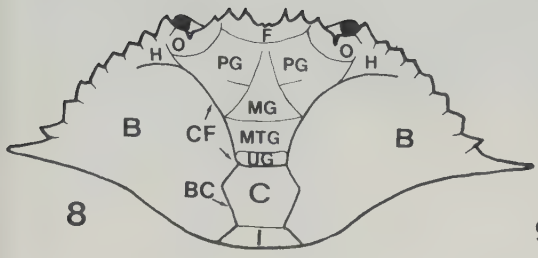
10: *Gecarcoidea*; gut ausgebildet ist die Cervikalfurche und der vordere Teil der Branchiocardiakalfurche, erkennbar sind die Furchen im Gastrikalbereich und die Gastrikalgrübchen; gestrichelte Linien = rekonstruierter Furchenverlauf, der auf dem Tier nicht direkt sichtbar ist.

11: *Cardisoma*; hier ist zusätzlich ein Teil des Sulcus gastroorbitalis erkennbar.

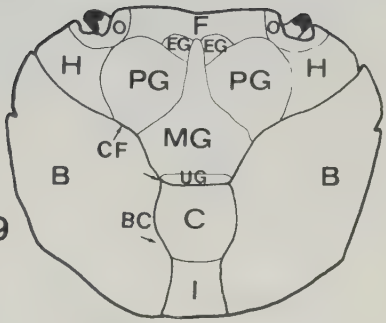
12: *Discoplax rotundum*; der Sulcus gastroorbitalis ist erkennbar.

13: *Epigrapsus*; Furchung schwach.

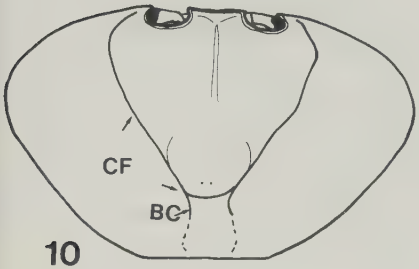
CF = Cervikalfurche, BC = Branchiocardiakalfurche (der Sulcus gastroorbitalis ist nicht bezeichnet, entspricht aber der Grenze zwischen PG und H).
B = Branchialregion, H = Hepatikalregion, O = Orbitalregion, F = Frontalregion, EG = Epigastrikalregion, PG = Protogastrikalregion, MG = Mesogastrikalregion, MTG = Metagastrikalregion, UG = Urogastrikalregion, C = Cardiakalregion, I = Intestinalregion.


H
O
F
O
H
PG
PG
MG
B
CF
MTG
UG
B
BC
C
I

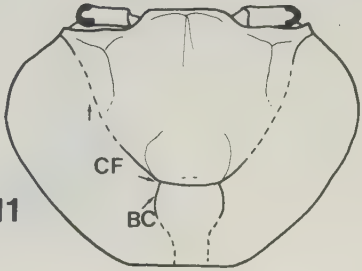
8


O
F
O
EG
EG
H
PG
PG
H
CF
MG
B
UG
B
BC
C
I

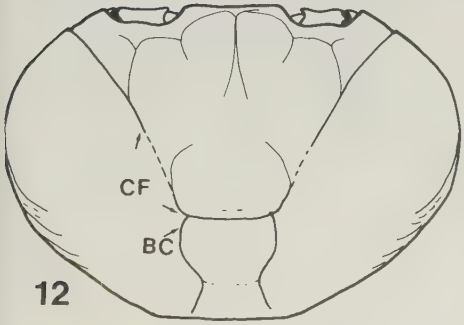
9


CF
BC

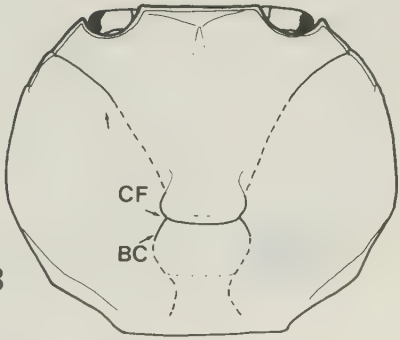
10


CF
BC

11


CF
BC

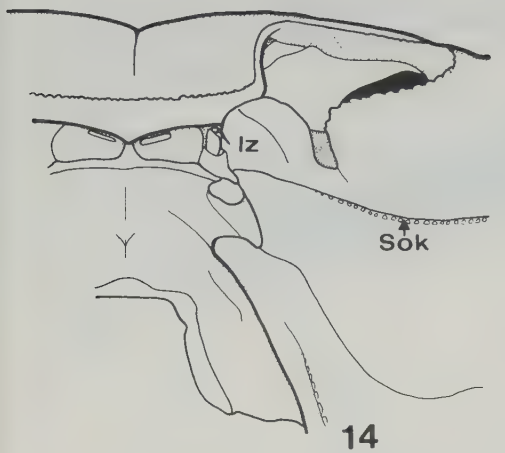
12


CF
BC

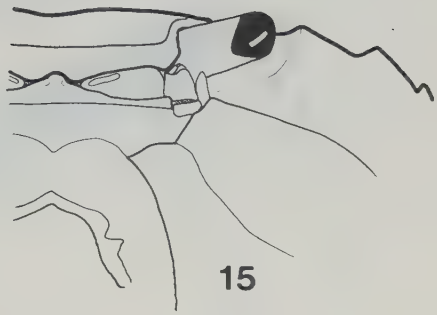
13

Abb. 14-17. Carapax-Ventralseite zur Illustration des Baues der Orbita.

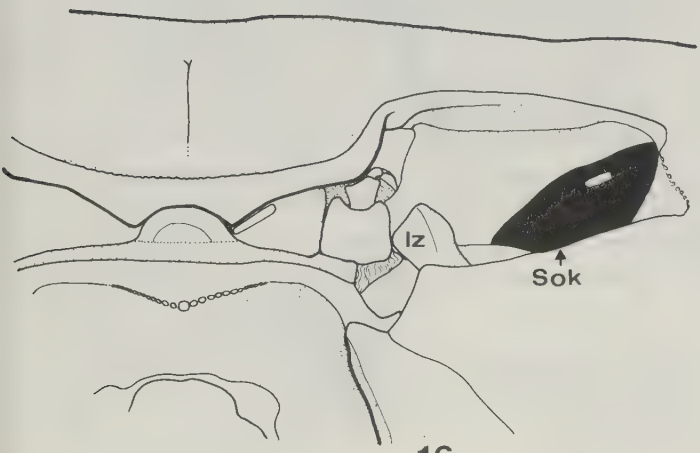
14: *Gecarcinus* mit primärer Orbita.
15: *Epigrapsus* mit abgewandelter primärer Orbita, bei der die Unterkante nur schwach ausgebildet ist.
16: *Discoplax* mit sekundärer Orbita.
17: *Cardisoma* mit sekundärer Orbita.
Sok = Suborbitalkante, Iz = Infraorbitalzahn.



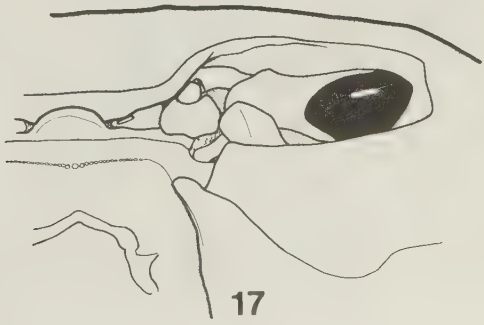
14



15



16



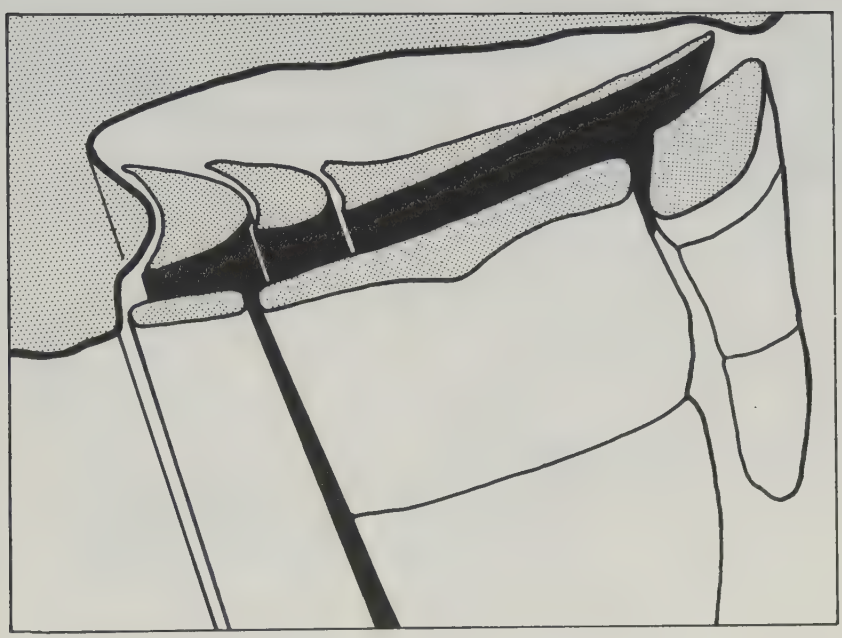
17

Abb. 18-19. Anschnitt der Mundregion.

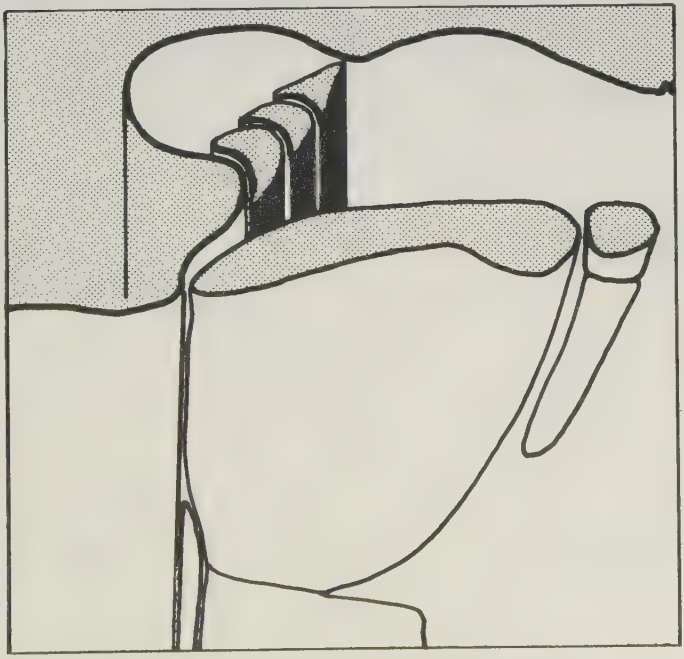
18: *Carcinus maenas*; der Exhalationskanal wird gebildet durch die in der Aufsicht schwarz dargestellten Mundwerkzeuge, von rechts nach links: Exopodit der zweiten Maxillipeden, Exopodit der ersten Maxillipeden, Endopodit der ersten Maxilipeden. Von den übrigen Mundwerkzeugen sind nur die das Mundfeld bedeckenden dritten Maxillipeden dargestellt.

19: *Cardisoma*; der Exhalationskanal ist seitlich verlagert; prinzipiell ähnliche Situation bei allen Gecarcinidae.

Anschnitte von Körperinnenräumen punktiert.



18



19

Abb. 20-24. Mandibeln.

20: *Gecarcinus ruricola*, SMF 6365, als Beispiel eines Vertreters der *Gecarcinus*-Gruppe, Ventralseite.

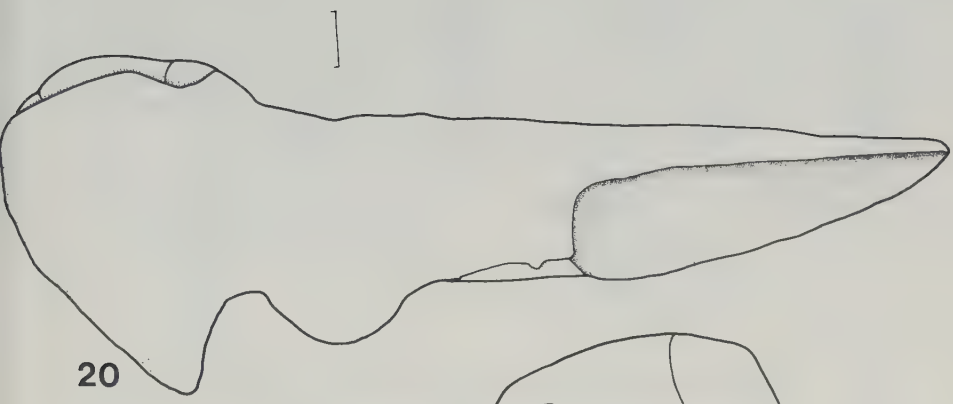
21: id., medianer Endteil von dorsal.

22: *Cardisoma guanhumi*, SMF 6860, wie 21.

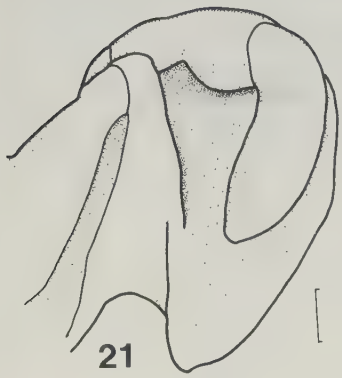
23: *Discoplax hirtipes*, SMF 6374, wie 21.

24: *Epigrapsus notatus*, SMF 4289, wie 21.

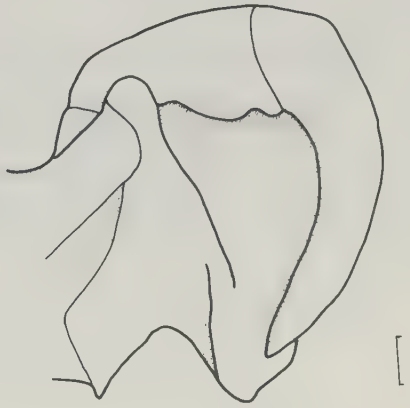
Maßstäbe = 1mm.



20

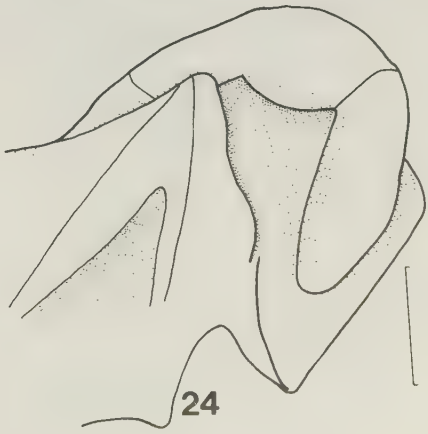


21



22

23



24

Abb. 25-28. Erste Maxillen, Ventralfläche.

25: *Cardisoma guanhumi*, SMF 6860.
26: *Gecarcinus ruricola*, SMF 6365.
27: *Epigrapsus notatus*, SMF 4289.
28: *Discoplax hirtipes*, SMF 6374.

Maßstäbe = 1mm.

Abb. 29-32. Zweite Maxillen, Ventralfläche.

29: *Cardisoma guanhumi*, SMF 6860.
30: *Gecarcinus ruricola*, SMF 6365.
31: *Epigrapsus notatus*, SMF 4289.
32: *Discoplax hirtipes*, SMF 6374.

Maßstäbe = 1mm.

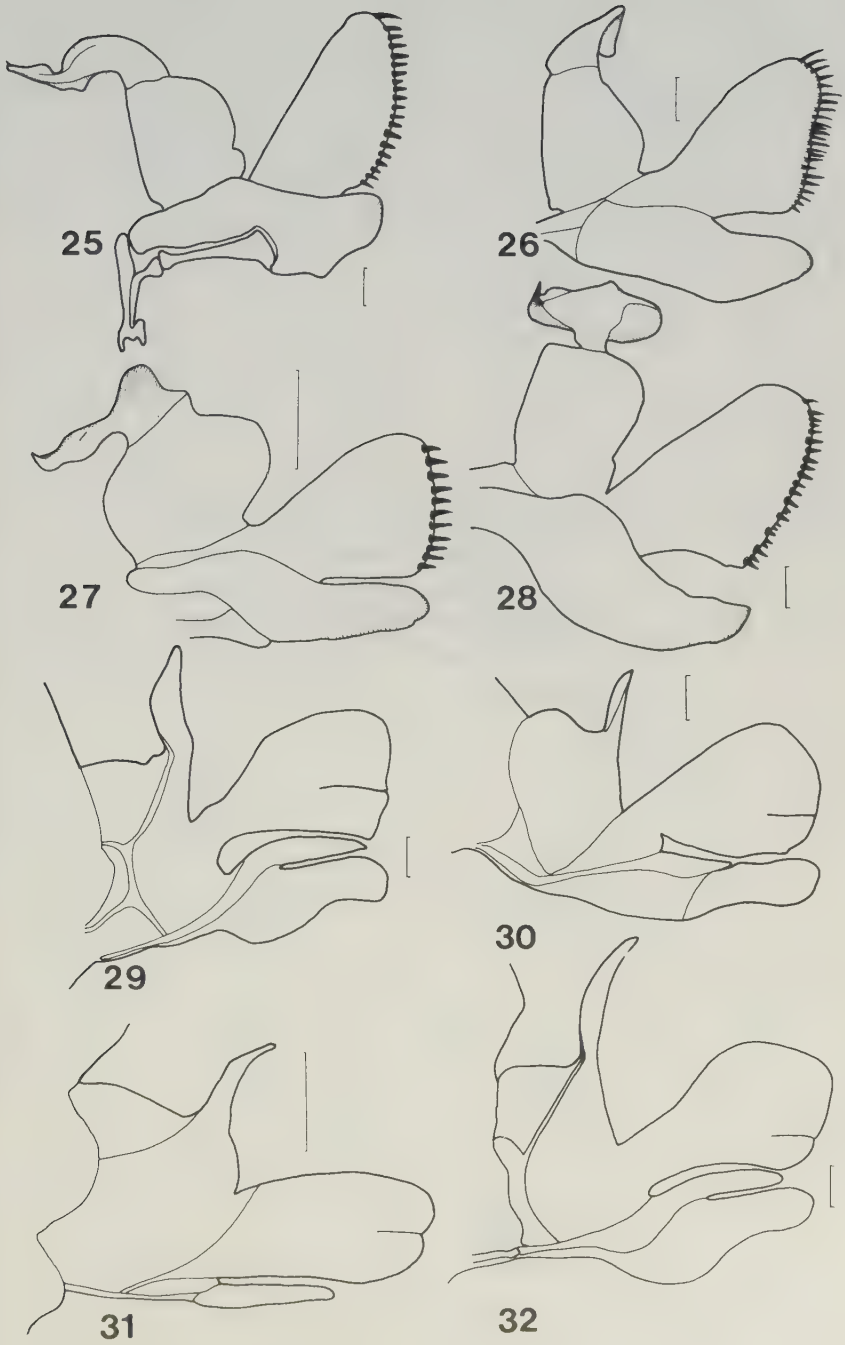

25
26
27
28
29
30
31
32

Abb. 33-36. Erste Maxillipeden, Ventralfläche.

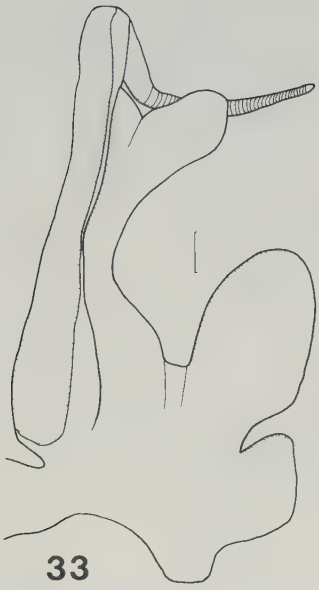
33: *Cardisoma guanhumi*, SMF 6860.

34: *Gecarcinus ruricola*, SMF 6365.

35: *Epigrapsus notatus*, SMF 4289.

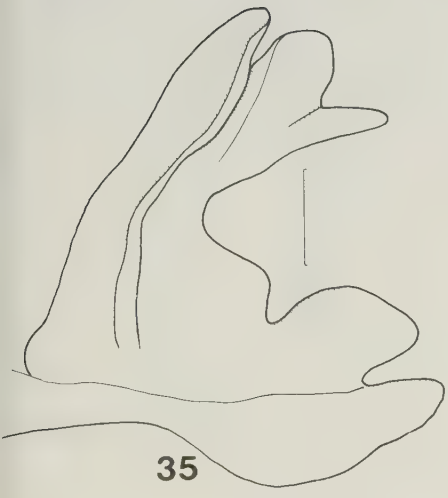
36: *Discoplax hirtipes*, SMF 6374.

Maßstäbe = 1mm.



33

34



35

36

Abb. 37-40. Zweite Maxillipeden, Ventralfläche.

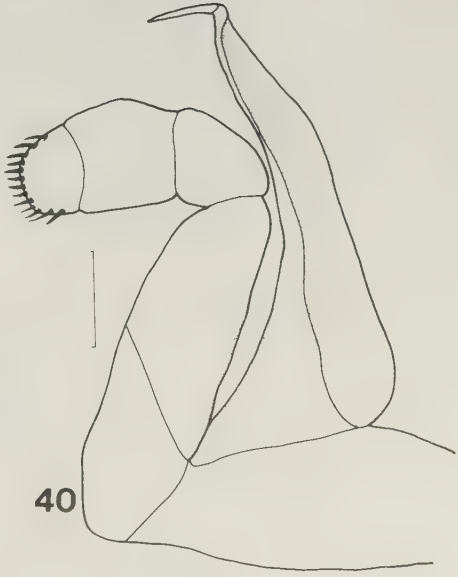
37: *Gecarcinus ruricola*, SMF 6365.
38: *Cardisoma guanhumi*, SMF 6860.
39: *Discoplax hirtipes*, SMF 6374.
40: *Epigrapsus notatus*, SMF 4289.

Maßstäbe = 1mm.

37

38

39



40

Abb. 41-44. Dritte Maxillipeden, Dorsalfläche.

41: *Discoplax hirtipes*, SMF 6374.
42: *Cardisoma guanhumi*, SMF 6860.
43: *Epigrapsus notatus*, SMF 4289.
44: *Gecarcinus ruricola*, SMF 6365.

Maßstäbe = 1mm.

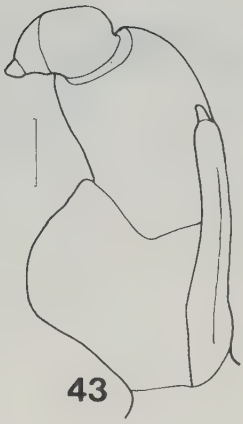
Abb. 45. Querschnitt der Mundregion von *Gecarcinus* (schematisch). Die Mittelkante (K) des dritten Maxillipeden entspricht seiner ehemaligen Außenkante und ist in Kontakt mit einer Kante auf dem Mundfeld-Außenrand. Der äußere Kanal zwischen Carapax und Maxillipeden entsteht durch laterale Verbreiterung des Maxillipeden.

Anschnitte von Körperinnenräumen punktiert.

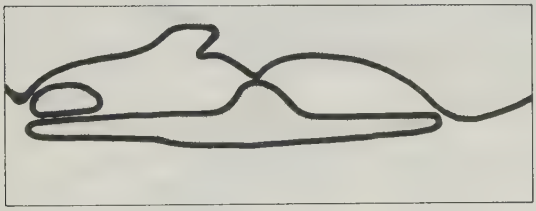
Abb. 46. *Gecarcinus lateralis*, Typusserie, MNHN
a: Guadeloupe, Lectotypus ♂; b,d: Guadeloupe, Paralectotypen; c, e-f: Martinique, Paralectotypen.

41

42



43

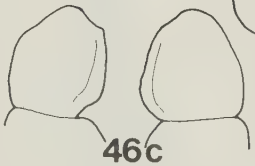


45

44

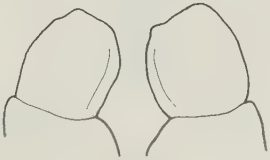
46a

46b

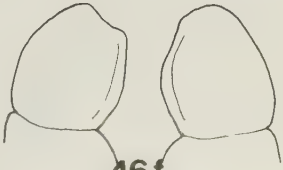


46c

46d



46e

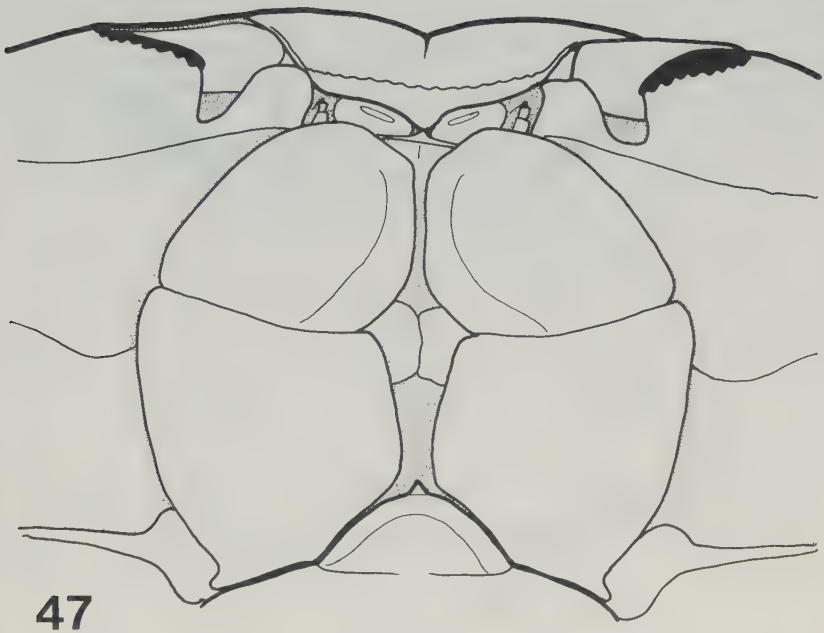


46f

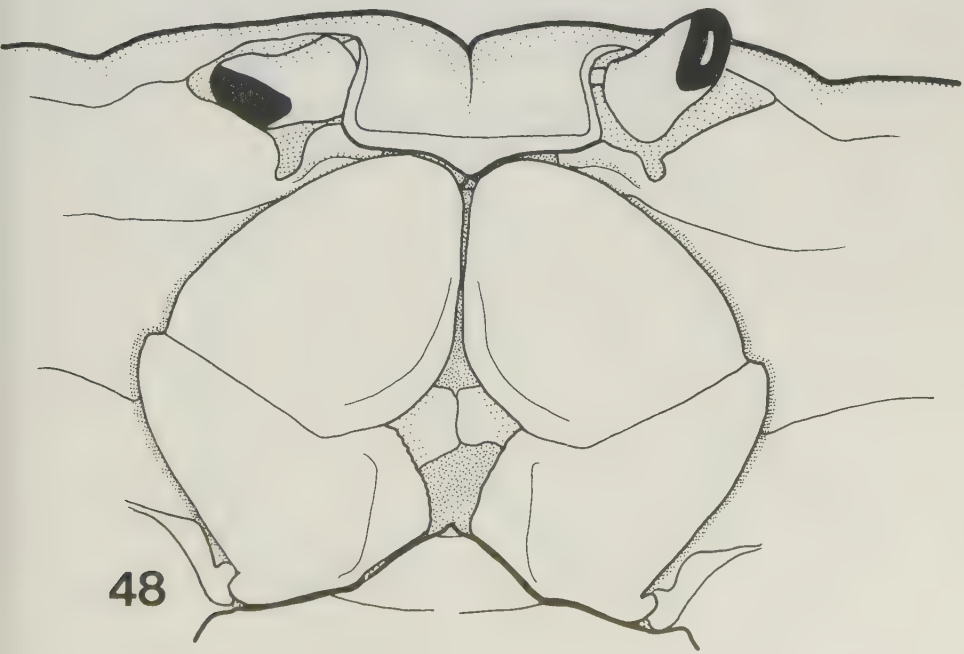
Abb. 47-48. Carapax-Ventralseite mit Mundfeld

47: *Gecarcinus lateralis*; wenig nach vorn verlängerte dritte Maxillipeden, deren Merus das Vorderende des Proepistoms erreicht.

48: *Gecarcinus ruricola*; weit nach vorn verlängerte dritte Maxillipeden, deren Merus die Antennulae verdeckt (extreme Nasenbildung?).



47

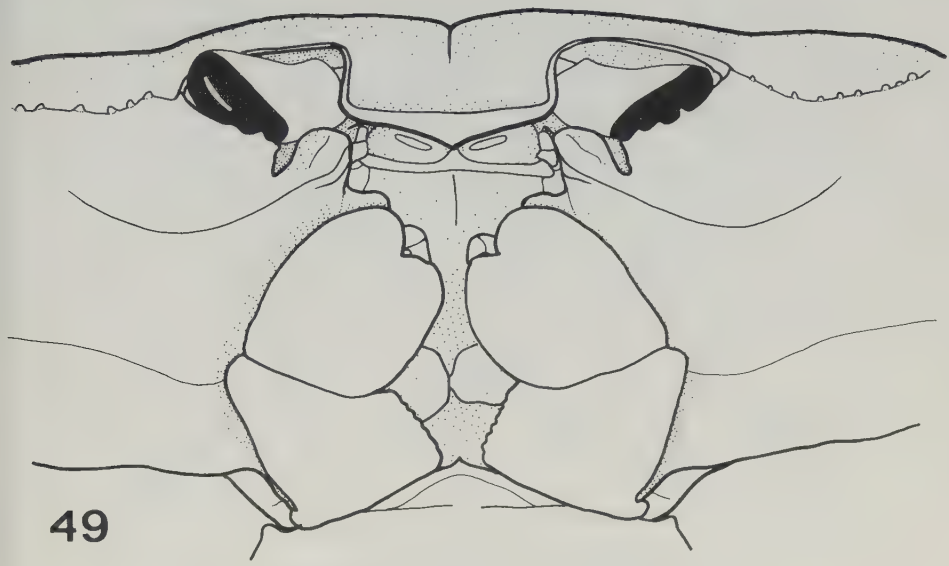


48

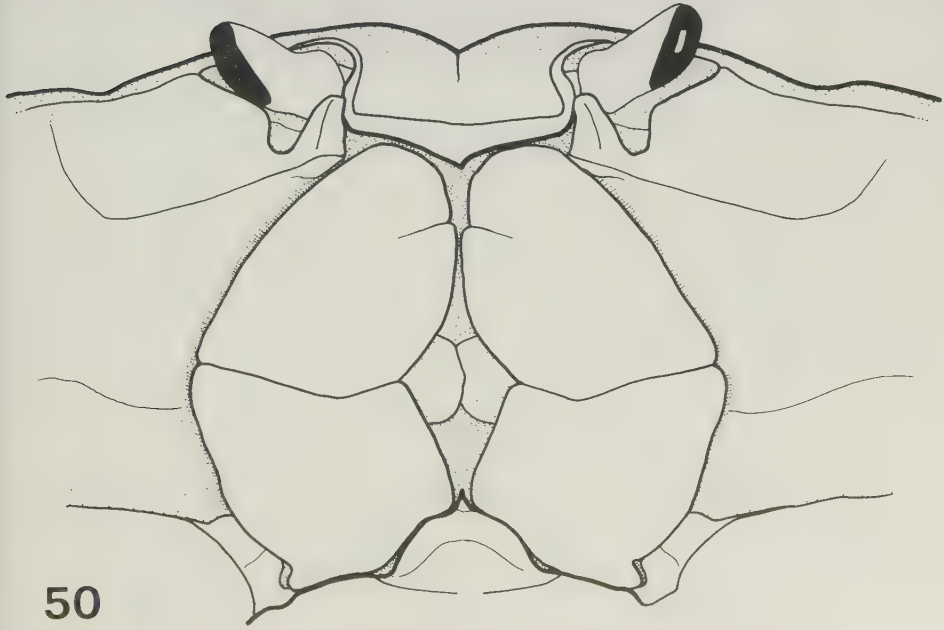
Abb. 49-50. Carapax-Ventralseite, mit Mundfeld

49: *Johngarthia weileri*; kaum nach vorn verlängerte dritte Maxillipeden, wobei der Palpus z.T. sichtbar bleibt.

50: *Johngarthia lagostoma*; weit nach vorn verlängerte dritte Maxillipeden, deren Merus die Antennulae verdeckt.



49



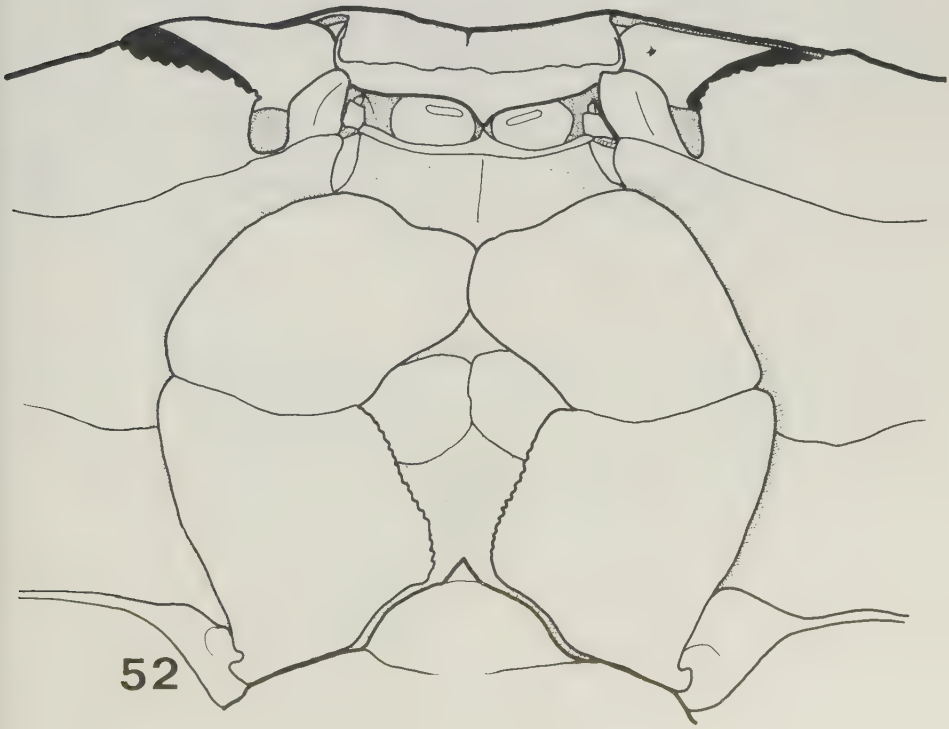
50

Abb. 51-52. Carapax-Ventralseite mit Mundfeld

51: *Johngarthia planatus*.
52: *Johngarthia malpilensis*.

Beide mit wenig nach vorn verlängerten dritten Maxillipeden.

51



52

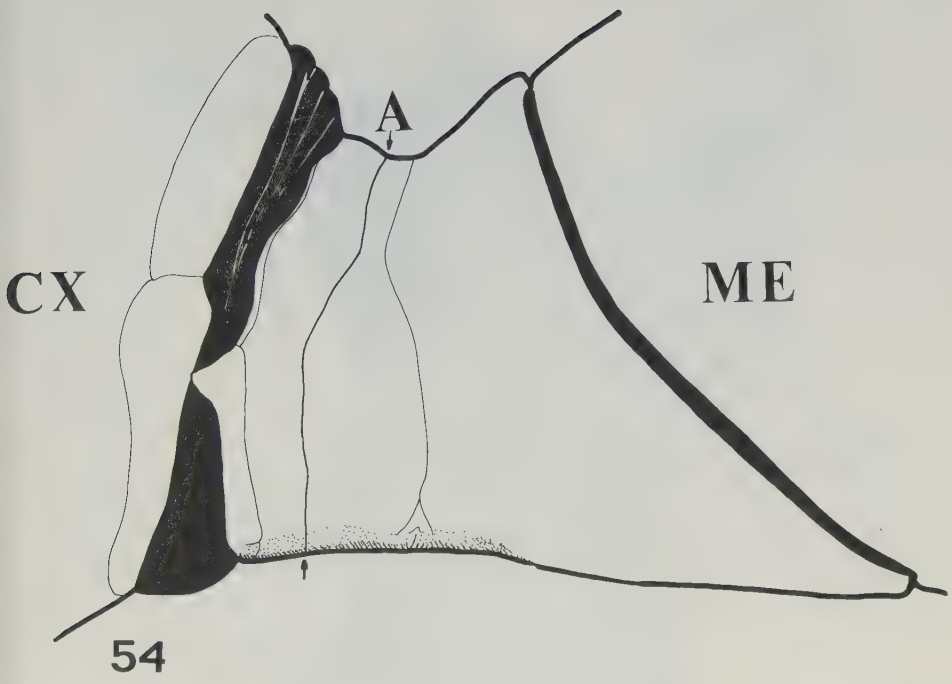
Abb. 53. Carapax-Ventralseite mit Mundfeld von *Gecarcoidea lalandii*; nicht nach vorn verlängerte dritte Maxillipeden, wobei der Palpus gut sichtbar ist.

Abb. 54-55. Grundglieder der Pereiopoden bei *Cardisoma guanhumi*

54: Zweiter Pereiopod.

CX = Coxa, A = Autotomielinie auf der Basis, ME = Merus.

55: Erster Pereiopod (Scherenfuß).



54

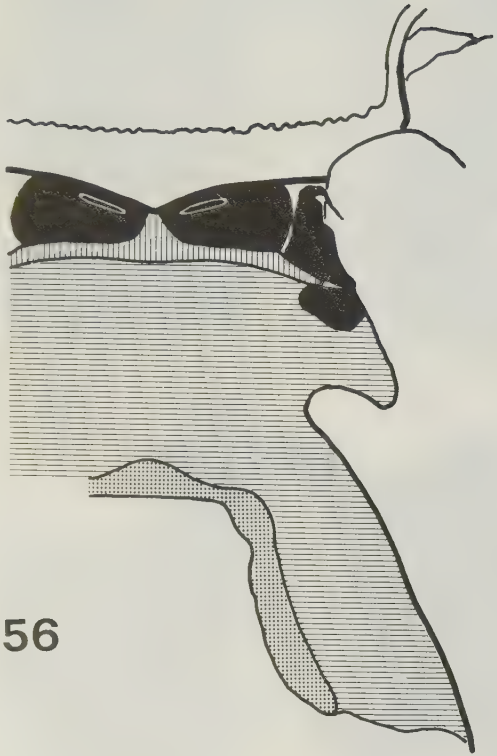
55

Abb. 56-57. Stammskelett der Kopfsegmente

56: *Gecarcinus* als Vertreter der *Gecarcinus*-Gruppe.

57: *Discoplax* als Vertreter der *Cardisoma*-Gruppe.

Schwarz: Antennen und Antennulen; senkrecht schraffiert: Proepistom (= Antennulensegment); waagerecht schraffiert: Epistom (= Antennensegment); punktiert: Mandibelsegment.



56

57

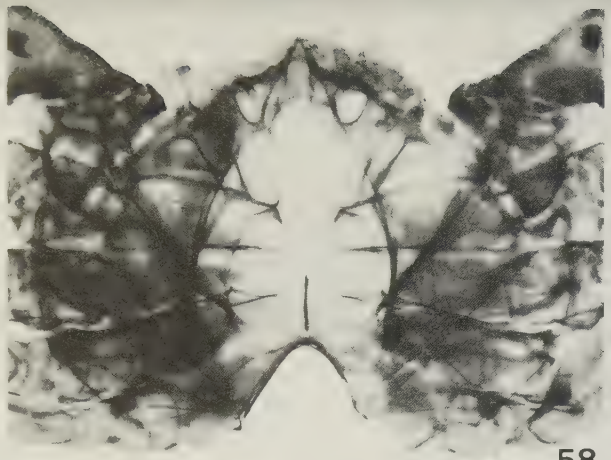
Abb. 58-61. Röntgenaufnahmen der Endophragmalsysteme

58: *Gecarcinus lateralis*, SMF 1838.

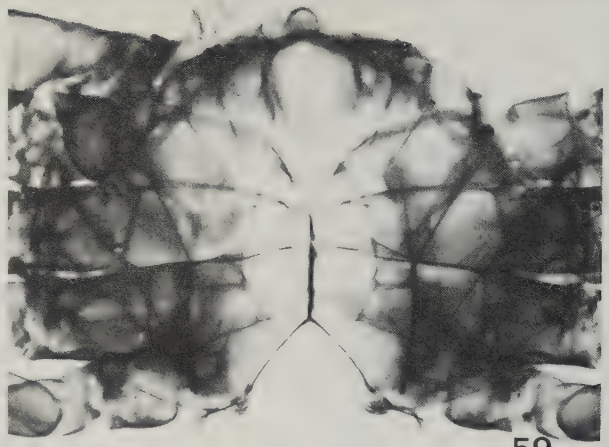
59: *Cardisoma guanhumi*, SMF 6860.

60: *Discoplax hirtipes*, SMF 6374.

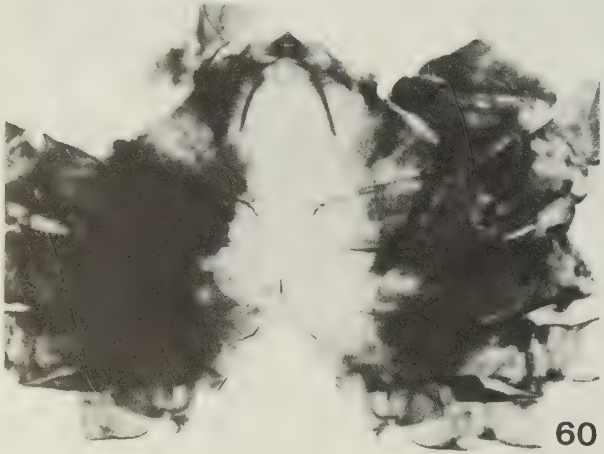
61: *Epigrapsus notatus*. SMF 4289.



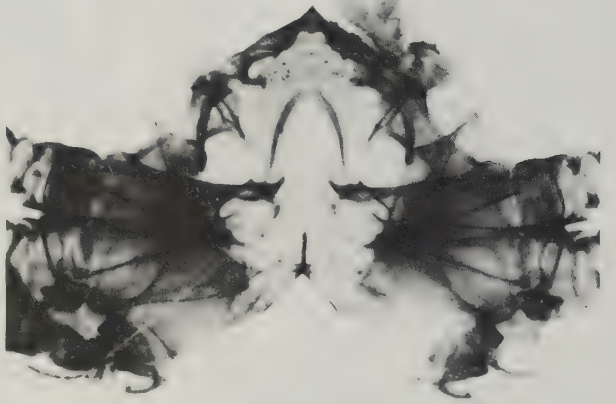
58



59



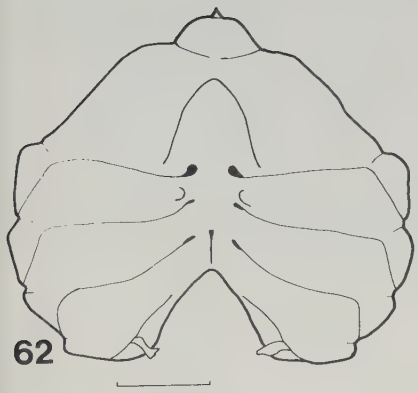
60



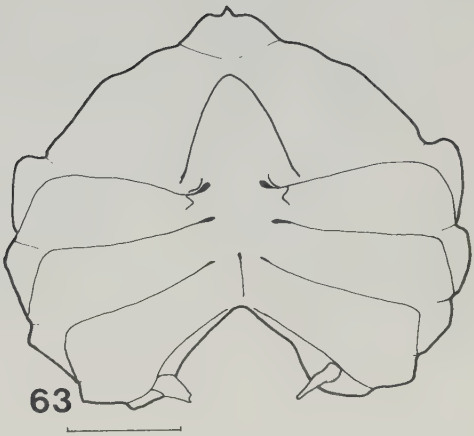
61

Abb. 62-67. Sternalplatten

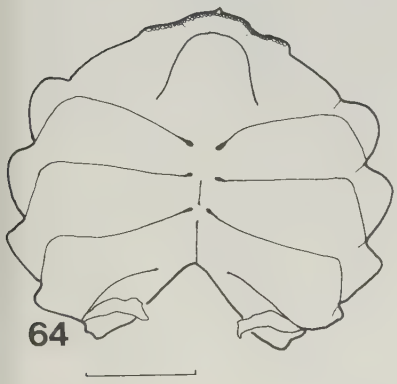
62: *Johngarthia lagostoma*, SMF 5368.
63: *Gecarcinus ruricola*, SMF 6365.
64: *Cardisoma guanhumi*, SMF 6860.
65: *Gecarcoidea lalandii*, SMF 5712.
66: *Epigrapsus politus*, SMF 5868.
67: *Discoplax rotundum*, SMF 6382.



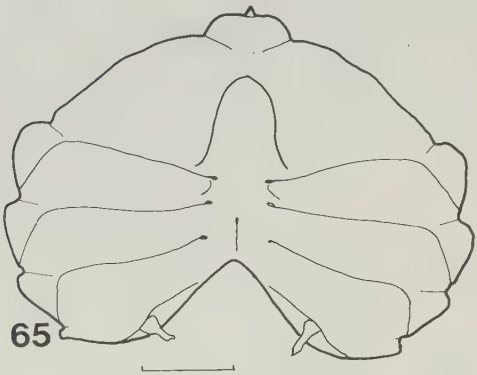
62



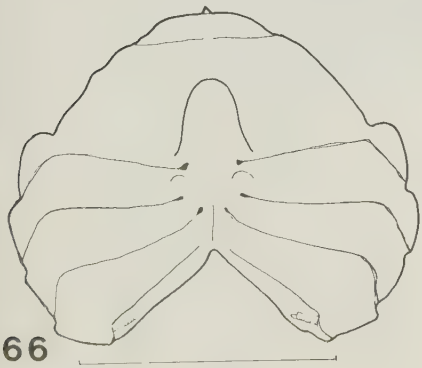
63



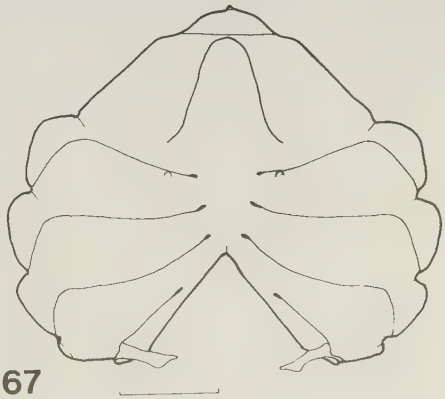
64



65



66



67

Abb. 68-71. Lage der männlichen Geschlechtsöffnung

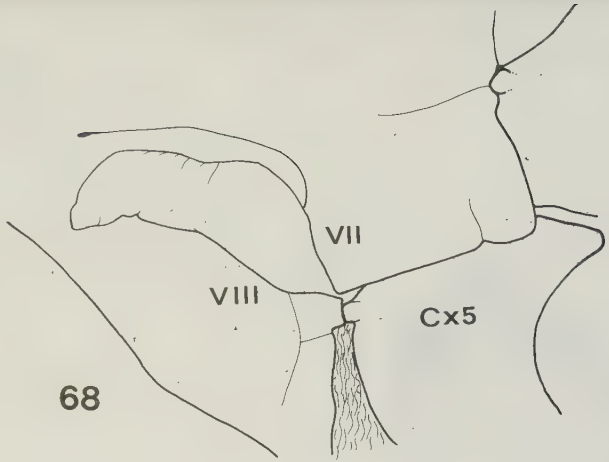
68: *Cardisoma guanhumi*, SMF 6860.

69: *Discoplax hirtipes*, SMF 6374.

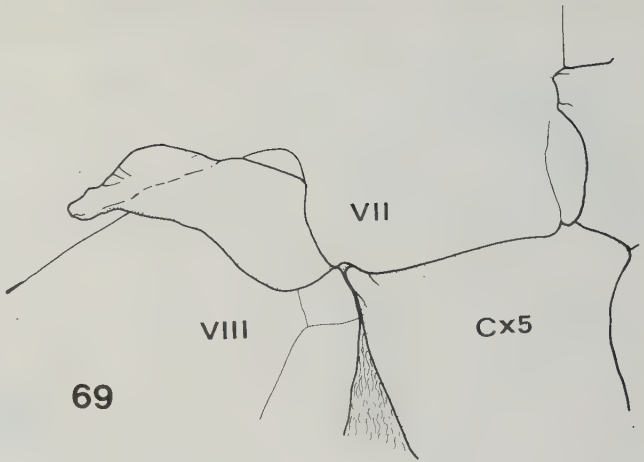
70: *Gecarcinus lateralis*, SMF 1838.

71: *Epigrapsus politus*, SMF 5868.

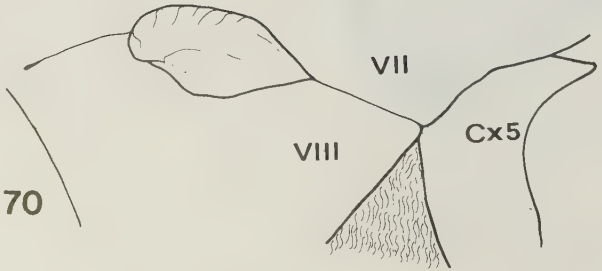
Cx5 = Coxa des fünften Beines; VII = siebter Thorakalsternit; VIII = achter Thorakalsternit.



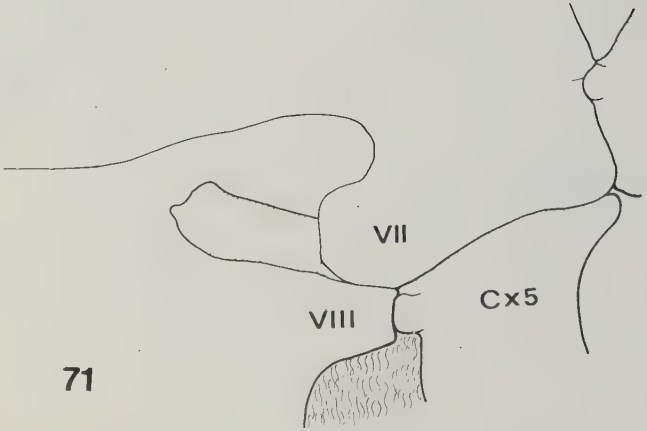
68



69



70



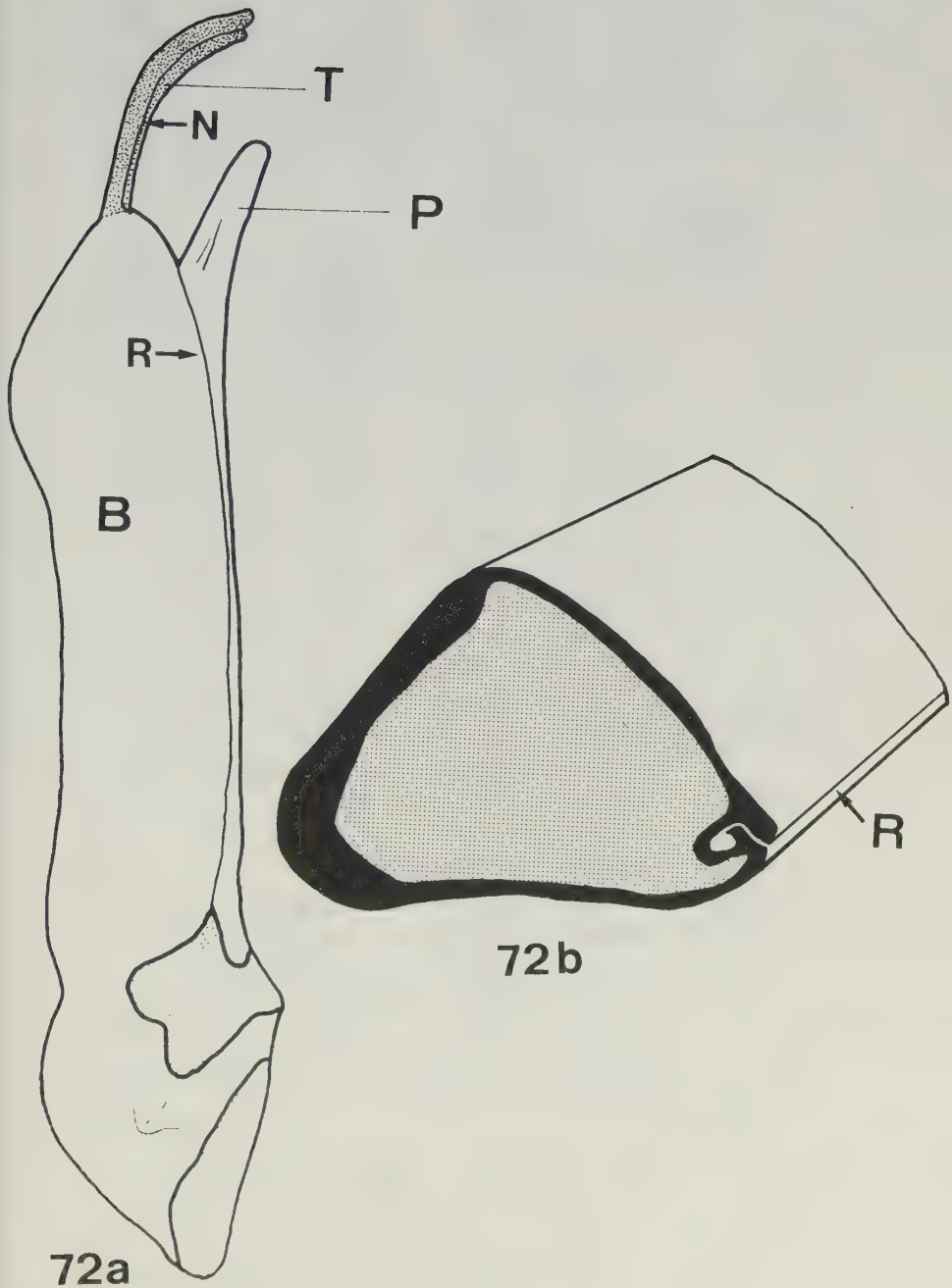
71

Abb. 72. Aufbau des ersten Gonopoden von *Cardisoma armatum*

a: Gesamtansicht, median.

b: Perspektivischer Anschnitt des Basalstücks.

B = Basalstück; N = Naht; P = Palpus; R = Rinne; T = Terminalanhang.



72a

72b

Abb. 73-88. Erste Gonopoden der rechten Körperseite (80a, 82a, 83a, 87a Gesamtansicht; Übrige Abb. Terminalende).

73: *Cardisoma guanhumi*, SMF 2217
a. fronto-median; b. caudo-median.

74: *Discoplax longipes*, SMF 4239
a. fronto-median; b. caudo-median.

75: *Cardisoma carnifex*, SMF 5602
a. fronto-median; b. caudo-median.

76: *Discoplax hirtipes*, SMF 4142, fronto-median.

77: *Discoplax rotundum*, SMF 5854, fronto-median.

78: *Cardisoma carssum*, SMF 1966, median.

79: *Cardisoma armatum*, SMF 1967, median.

80: *Gecarcinus ruricola*, SMF 5373
a. dorso-median; b. dorso-lateral.

81: *Gecarcinus lateralis*, SMF 1838, dorso-median.

82: *Gecarcoidea lalandii*, ZMH 5712
a. latero-dorsal; b. fronto-median.

83: *Johngarthia lagostoma*, SMF 5368
a. latero-dorsal; b. fronto-median.

84: *Johngarthia malpilensis*, SMF 5401
a. latero-dorsal; b. fronto-median.

85: *Johngarthia planatus*, SMF 5400
a. latero-dorsal; b. fronto-median.

86: *Johngarthia weileri*, MW 246a (Lectotypus)
a. latero-dorsal; b. fronto-median.

87: *Epigrapsus notatus*, NHMW (Holotypus
a. dorso-median; b. lateral.

88: *Epigrapsus politus*, NHMW 1825 (Lectotypus), lateral.

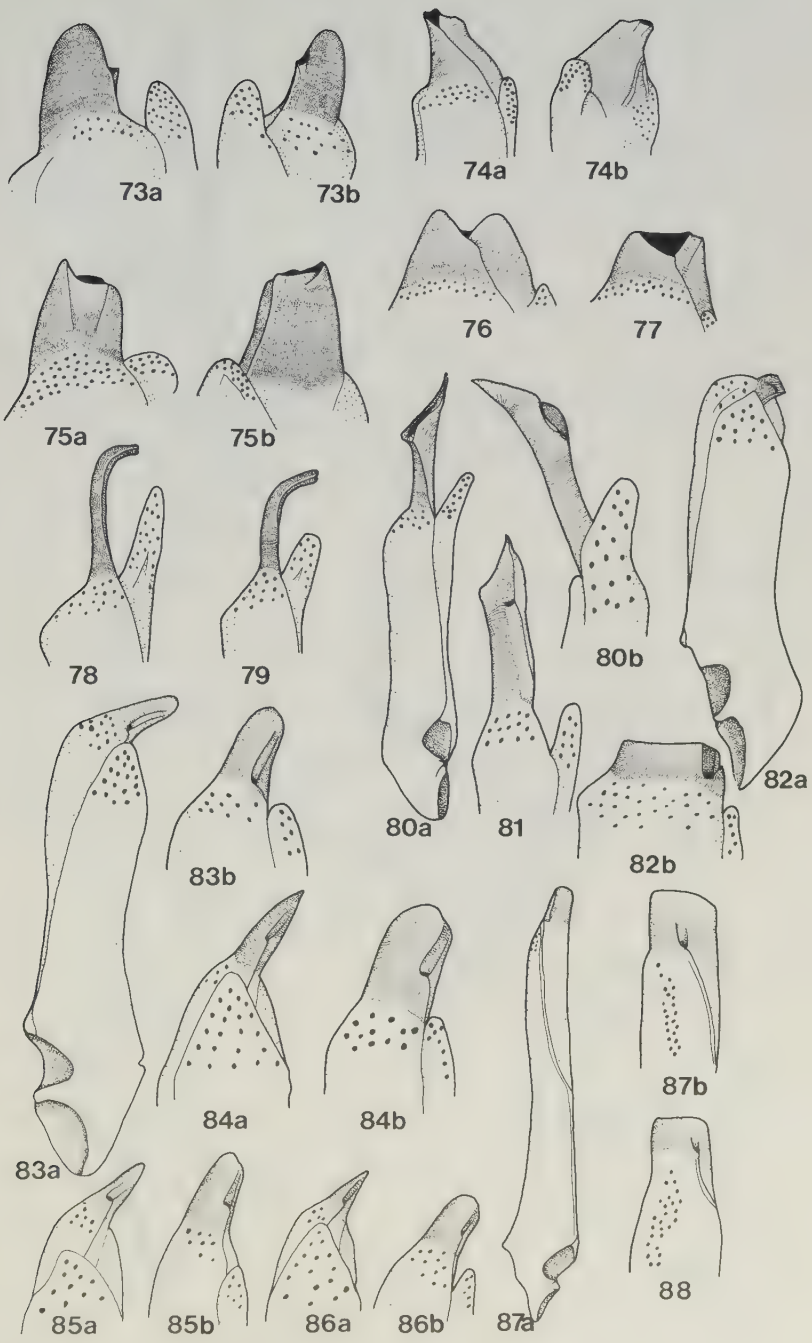

73a
73b
74a
74b
76
77
75a
75b
78
79
80b
80a
81
82a
82b
83b
83a
84a
84b
87b
85a
85b
86a
86b
87a
88

Abb. 89. Schema des weiblichen Geschlechtsapparates sternitremer Brachyuren (nach GUINOT 1979, umgezeichnet und verändert).

Ov = Ovar; Sp = Spermatheca; Vg = Vagina.

Abb. 90. Schema des Aufbaues des äußeren weiblichen Geschlechtsapparates von *Gecarcinus*.

a: räumliche Aufsicht; b: Längsschnitt (Schnittebene senkrecht zur Sternalplatte); Querschnitt in mittlerer Tiefe vor der Einmündung der Vagina in die Spermatheca.

A = Apophyse; G = Gelenk; Op = Operculum; S = Sternum; Sr = Seitenrand; Vm = Vaginalmuskeln.

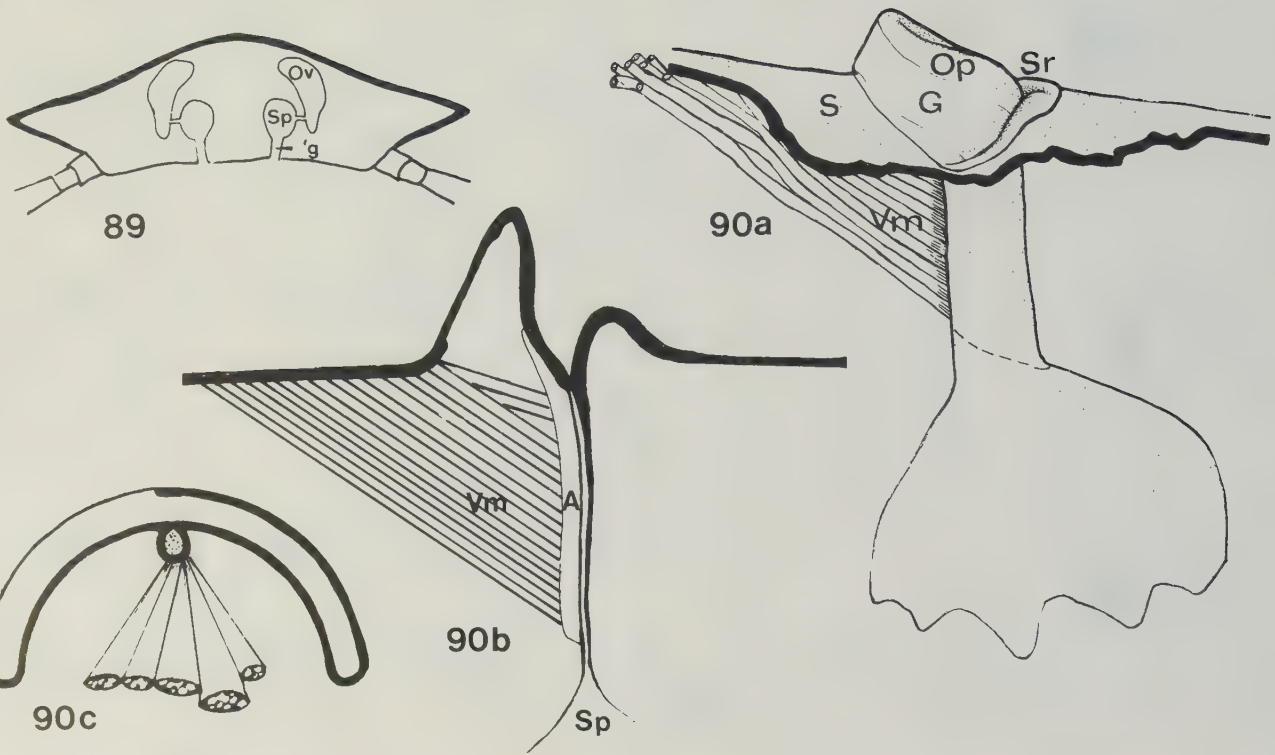
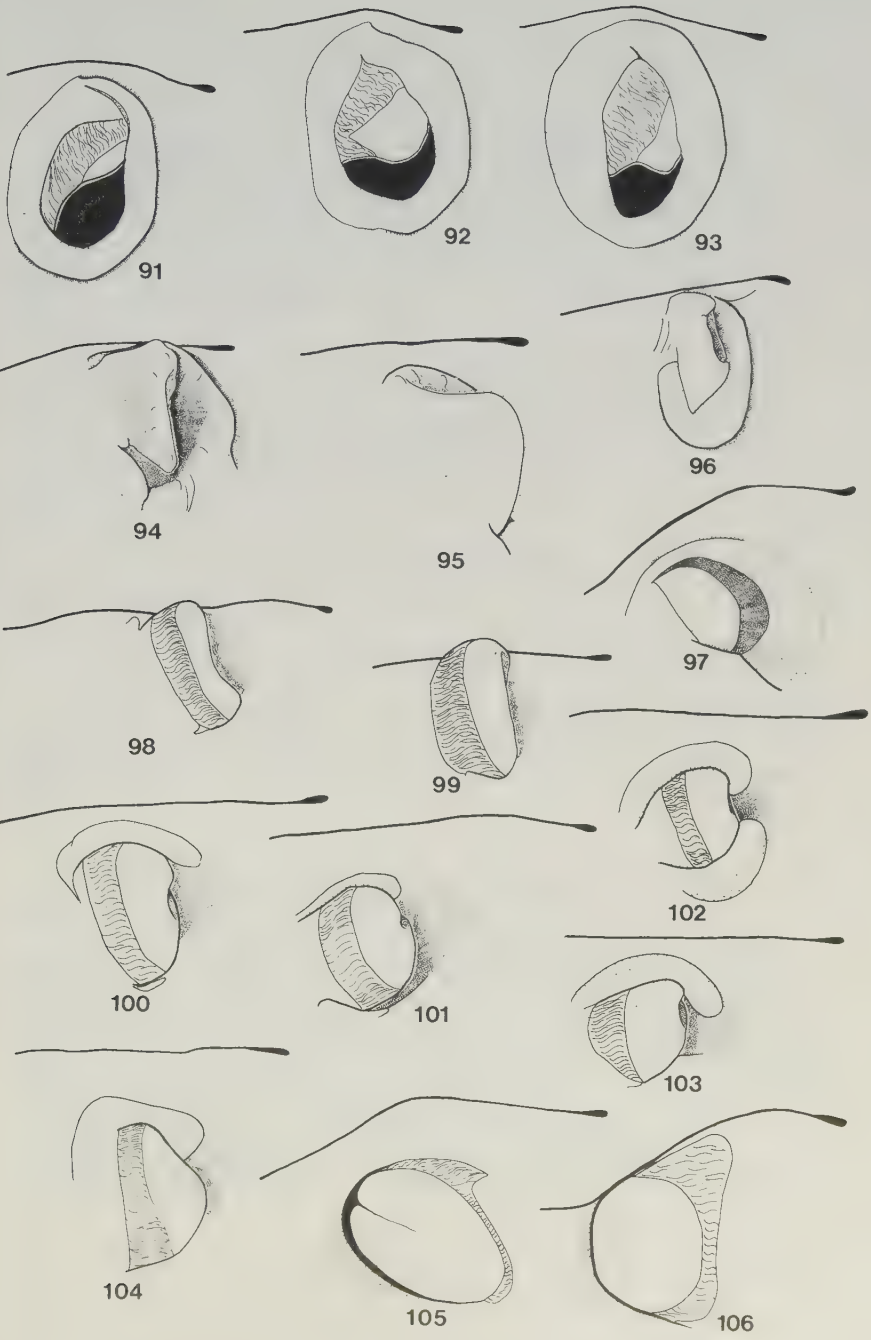

Ov
Sp
g
89
Op
Sr
S
G
Vm
90a
Vm
A
90b
Sp
90c

Abb. 91-106. Weibliche Geschlechtsöffnungen, ventral.

91: *Cardisoma crassum*, SMF 1918.
92: *Cardisoma guanhumi*, SMF 2217.
93: *Cardisoma armatum*, SMF 1922.
94: *Cardisoma carnifex*, SMF 6384.
95: *Discoplax hirtipes*, SMF 5865.
96: *Discoplax rotundum*, SMF 5854.
97: *Discoplax longipes*, SMF 6681.
98: *Gecarcinus ruricola*, SMF 6365.
99: *Gecarcinus lateralis*, SMF 1838.
100: *Johngarthia malpilensis*, AHF.
101: *Johngarthia lagostoma*, BMNH 1967.10.4.1-7.
102: *Johngarthia planatus*, AHF.
103: *Johngarthia weileri*, SMF 1916.
104: *Gecarcoidea lalandii*, SMF 5858.
105: *Epigrapsus notatus* ,SMF 5874.
106: *Epigrapsus politus*, SMF 6683.


91
92
93
94
95
96
97
98
99
100
101
102
103
104
105
106

Lebenslauf.

Ich, Michael Ohannes TÜRKAY, wurde am 3.4.1948 als Sohn des Medizinstudenten Karnik Türkay und seiner Ehefrau Betty, geb. Stein in Frankfurt am Main geboren. Im Juli 1950 siedelte ich mit meinen Eltern nach Istanbul (Türkei) um, wo ich vom September 1954 bis zum 10. Juni 1959 die Grundschule der Mechitaristen und vom 10. Juli 1959 bis zum 4. Juli 1964 die Deutsche Oberrealschule besuchte. Nach der Übersiedelung nach Frankfurt am Main besuchte ich vom September 1964 an die Liebig-Oberrealschule, wo ich am 22. Juni 1967 die Reifeprüfung ablegte.

Am 9. Oktober 1967 begann ich mein Studium an der Johann Wolfgang Goethe-Universität in den Fächern Chemie und Biologie. Am 17. April 1970 legte ich die Diplom-Vorprüfung für Biologen, am 22. April 1970 die für Chemiker ab. Die Diplom-Hauptprüfung (Hauptfach Zoologie, Nebenfächer Botanik und Organische Chemie) war am 18. Oktober 1972 abgeschlossen. Meine Diplomarbeit fertigte ich unter Anleitung von Prof. Dr. W. SCHÄFER über die Crustacea Decapoda Reptantia der „Meteor"-Expeditionen im Ostatlantik an.

Wissenschaftlicher und beruflicher Werdegang:
Seit 1964 bis zum Januar 1974 freier Mitarbeiter in der Crustaceen-Sektion des Forschungsinstituts Senckenberg. Januar 1974 bis 30. November 1976 Hilfsassistent an derselben Stelle.

Ab 30. November 1976 wissenschaftlicher Assistent am Forschungsinstitut Senckenberg, mit der Leitung der Crustaceen-Sektion beauftragt.

Größere Forschungsreisen: Rotes Meer (1977, 1981. - Erforschung der Tiefseefauna); Ägäis (1978. - Faunistische Untersuchungen); Karibikküste Kolumbiens (1978. - Faunistik, Taxonomie, Ökologie); Japan (1979. - Verbreitung und Ökologie tropischer Brachyuren); Australien (1980. - Wie Japan).

Meine akademischen Lehrer waren die folgenden Damen und Herren Professoren, Dozenten und Doktoren:

R.ANGST, R.BASS, H.BECHT, H.BOCK, E.BRAUER, W.BRÖTZ, W.BRUGGAIR, D.BURKHARDT, H.DÄNZER, A.DOIWA, G.DÖHLER, K.EGLE, H.FASOLD, K.FIEDLER, J.FISCHER, H.FLEISCHHACKER, V.FREISE, H.FRITZ, E.GAUHL, R. GEIGER, W.F.GUTMANN, W.HANKE, H.HARTMANN, K.HENSEN, H.HEYDTMANN, W.HOHORST, B.HÖLLDOBLER, R.JANDER, G.KAHL, H.KLEKER, H.KELM, M.KIEFER, H.W.KOHLENBACH, K.-H.KÖNIG, A.-R.KRANZ, F.J.KRIBBEN, H.KRUG, H.LANGE, K.-H.LEBERT, M.LINDAUER, W.LÖTSCHERT, F.W.MERKEL, H.P.NEUMANN, H.O'DANIEL H.J,QUEISSER, D.REHM, M.REICHERT, A.REINSCH, H.-J.RHAESE, A.RIED, W. RIED, P.RIETSCHEL, H.ROESKY, P.ROSENMUND, G.ROSENSTOCK, P.ROYEN, F.RUTTNER, J.SCHAAF, W.SCHÄFER, H.L.SCHLÄFER, N.SEILER, G.SEITZ, G.SIEFERT, D.STARCK, W.STERZEL, H.-J.TEUBER, H.TOM DIECK, E.WIEDERHOLT, A.WILD, Ch.WINTER, I.WINTER, R.ZIEGLER.